ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 93

3

МАРТ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2008

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Ответственный редактор номера **А. Е. Васильев**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *О. М. Бобылева* и *М. Н. Сенина*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 93, № 2: 20.02.2008.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 14.02.2008. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.3. Уч.-изд. л. 15.5. Тираж 392 экз. Тип. зак. № 90. С 38

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

УДК 581.9 (571.511)

© Н. В. Матвеева, Л. Л. Заноха

АНАЛИЗ ФЛОРЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОСТРОВА БОЛЬШЕВИК (АРХИПЕЛАГ СЕВЕРНАЯ ЗЕМЛЯ)

N. V. MATVEYEVA, L. L. ZANOKHA. ANALYSIS OF VASCULAR PLANTS FLORA OF BOLSHEVIK ISLAND (SEVERNAYA ZEMLYA ARCHIPELAGO)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12,
E-mail: nadyam@NM10185.spb.edu; lida@LZ15370.spb.edu
Поступила 30.11.2006
Окончательный вариант получен 18.06.2007

Для о-ва Большевик (архипелаг Северная Земля) известны 68 видов сосудистых растений, относящихся к 15 семействам и 35 родам. Впервые для острова приводятся 9 видов (*Calamagrostis holmii, Carex stans, Eriophorum angustifolium, Festuca brachyphylla, F. hyperborea, Phippsia concinna, Pleuropogon sabinii, Puccinellia phryganodes, Ranunculus hyperboreus*), найденных в его южной части. В пределах зоны полярных пустынь флора острова по числу видов соизмерима с флорой о-ва Октябрьской Революции (65 видов), несколько богаче, чем на Земле Франца-Иосифа (51), мысе Челюскин (57), севере Новой Земли (50) в Российском секторе Арктики и на о-ве Еллеф Рингнес (51) в Канадском арктическом архипелаге и заметно богаче, чем на островах архипелага Де Лонга (о-в Жохова — 21, Беннета — 20). В разных районах острова богатство флоры варьирует от 18 до 46—56 видов. По сравнению с тундровой зоной п-ова Таймыр заметно обеднение флоры на всех уровнях таксономической иерархии, что обусловлено как отсутствием ряда семейств и родов, так и снижением их видовой насыщенности. В результате на острове в 2.5 меньше видов, чем в самой северной подзоне (арктических тундр) Таймыра в целом и в 1.5—2.0 — любой конкретной флоры в ее пределах. За исключением очень редкого на юге острова полизонального вида *Eriophorum angustifolium*, остальные имеют зональный арктический (арктические и арктоальпийские в сумме) ареал. При очевидном преобладании циркумполярных видов (70.3 %), имеются виды с азиатским (21.9 %) и евразиатским (7.8 %) распространением.

Ключевые слова: флора, сосудистые растения, таксономический и географический анализ, полярные пустыни, о-в Большевик, архипелаг Северная Земля, Арктика.

Впервые сосудистые растения на о-ве Большевик (архипелаг Северная Земля) собрали выдающиеся полярные исследователи Арктики Б. Н. Городков и Е. С. Короткевич, которые в 1948 г. провели одни сутки на его южном берегу. В статье, опубликованной спустя 10 лет, когда первого из них уже не было в живых, Е. С. Короткевич (1958 : 644) писал, что «несмотря на кратковременность пребывания на этих островах, благодаря огромному опыту Б. Н. Городкова, удалось собрать довольно значительный материал». В этой первой публикации по флоре сосудистых растений острова, в которой была учтена и небольшая коллекция, собранная в 1949—1951 гг. геологами НИИ геологии Арктики (НИИГА) (теперь объединение Севморгео), работавшими под руководством Б. Х. Егиазарова в северо-западных частях острова, и географа И. С. Михайлова (работал с 1955 по 1957 г.) были приведены (без указания места сборов) 40 видов. В результате флористического обследования территории на северо-западе острова (мыс Баранова и р. Базовая) в 1991 г.

ТАБЛИЦА 1

Пункты сборов и коллекторы сосудистых растений на о-ве Большевик

	Географический пункт	Геоморфология	Координаты		Год	Коллекторы
			с. ш.	в. д.		
Северная часть острова	Берег пролива Шокальского в 5—15 км к юго-западу от мыса Баранова	Приморская равнина	79°15′	102°00′	1991	И. Н. Сафронова
	Нижнее течение р. Базовой у залива Ахматовой	То же	79°07′	101°40′	1991	То же
	Верховья р. Базовой	» »	78°55′	102°45′	1991	» »
Южная часть острова	Бухта Солнечная	» »	78°13′	103°15′	1997, 1998, 2000	Н. В. Матвеева, Л. Л. Заноха
	Р. Студеная*	Древняя речная терраса	78°37′	101°05′	1998	То же
	Р. Лагерная	То же	78°22′	103°31′	2000	Н. В. Матвеева
	Р. Голышева	Верхняя денудационная равнина	78°26′	104’28′	2000	То же

Примечание. Привязка районов флористических сборов в северных районах дана по публикации по споровым растениям (Андреев и др., 1993), которая написана по материалам И. Н. Сафроновой (1993), собранным в тех же пунктах, что и сосудистые растения. * — на всех реках работа выполнена в их среднем течении.

И. Н. Сафроновой (1993) на ней было выявлено 56 видов.[1] Всего к тому времени для острова было известно 63 вида, из которых 16 были новыми по сравнению со списком Е. С. Короткевича (1958) и 7 не найдены на севере острова. В опубликованной позже (Сафронова, 2001) короткой заметке о новых флористических находках список был дополнен еще 3 видами (*Draba lactea*, *Gasrolychnis apetala*, *Phippsia* × *algidiofolia*[2]).

Авторы настоящей публикации работали на о-ве Большевик в 1997, 1998 и 2000 гг. в южной части острова в 4 пунктах (табл. 1, рис. 1), где найдены 58 видов, в том числе 9 для острова — новые по сравнению с 3 предыдущими публикациями. Поводом для написания этой статьи стали как сборы из новых районов, так и отсутствие анализа флоры сосудистых растений острова.

Характеристика природных условий острова[3]

Местоположение. О-в Большевик — южный и второй по величине остров архипелага Северная Земля (рис. 1). Его площадь 11 312 км². Самая южная точка — мыс Неупокоева (77°55′ с. ш.), самая северная — мыс Песчаный (79°25′ с. ш.).

---

[1] В работе И. Н. Сафроновой (1993) для севера острова приведена цифра 59 видов, что не совсем правильно поскольку 3 вида представлены 2 подвидами: *Poa alpigena* (subsp. *alpigena*, subsp. *colpodea*), *P. abbreviata* (subsp. *abbreviata*, subsp. *jordalii*), *Cerastium regelii* (subsp. *regelii*, subsp. *caespitosum*). Соответственно для всего острова приводилась цифра 66 видов.

[2] Правильное название *Phippsia* × *algidiformis*

[3] Данные о природных условиях острова приведены по монографии Д. Ю. Большиянова и В. В. Макеева (1995).

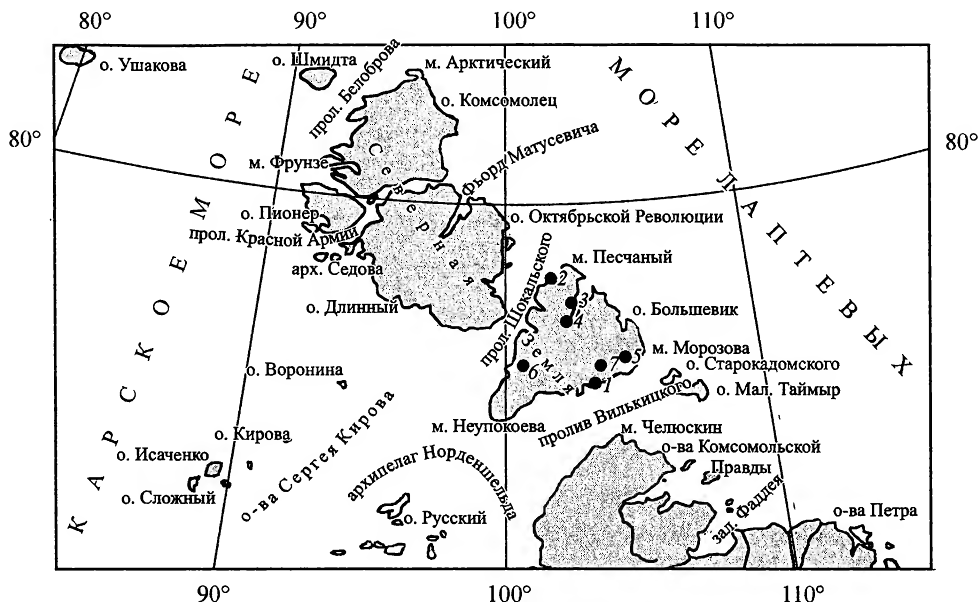


Рис. 1. Район исследования.

1 — бухта Солнечная, *2* — мыс Баранова, *3* — нижнее течение р. Базовой у залива Ахматовой, *4* — верховья р. Базовой; среднее течение рек: *5* — Голышева, *6* — Студеной, *7* — Лагерной.

Геоморфология. Около 20 % площади острова занято ледниками. На свободной ото льда территории выражены 2 денудационные поверхности. Нижняя поверхность выравнивания[4] (до 120—140 м) совпадает с распространением прибрежно-морской равнины, которая подвергалась обработке морскими водами в позднечетвертичное время. Чехол рыхлых морских отложений маломощен и прерывист. На высотах выше 200 м представлена поверхность верхнего денудационного уровня, или приледниковое плато.

На острове хорошо выражена гидрографическая сеть. Долины большинства рек, имеющих снежно-ледниковое питание, ориентированы в меридиональном направлении. В основном реки молодые, позднечетвертичного заложения, их долины выполнены крупнообломочным материалом. Несколько рек (в том числе Студеная и Лагерная) — более древние, с хорошо выраженными, относительно широкими (иногда до 1 км) и высокими террасами, сложенными мелкообломочным материалом с большим содержанием суглинка.

Геология. На острове представлены песчаники, алевролиты, гранодиориты, крайне редки известковистые разновидности пород, что определяет слабокислую реакцию грунтов.

Остров расположен в зоне развития сплошной многолетней мерзлоты. Глубина оттаивания суглинистых субстратов до 40—50 см, песчаных и супесчаных — до 60—80 см.

Климат. Весь архипелаг и о-в Большевик находятся в зоне влияния арктического и сибирского антициклонов. Устойчивый снежный покров устанавливается в первой половине сентября, снег сходит в конце июня—начале июля. Безморозный период продолжается около 2 мес. В годовом цикле температур преобладают отрицательные. По данным полярной метеостанции Солнечной, среднегодовая

[4] Здесь и далее все высоты над уровнем моря.

температура воздуха –14 °C, положительные температуры имеют только июль (2.2 °C) и август (1.0 °C). Выделяется 3 локальные климатические зоны: ледниковая (самая холодная), морская (в летнее время на 1.5—2° теплее) и перигляциальная (на 2—3° теплее последней). Характерна ситуация, когда в перигляциальной зоне (в данной работе — реки Студеная, Лагерная и Голышева) — ясная солнечная погода, а в морской (бухта Солнечная) — туман. Годовое количество осадков — 400 мм, в морской части — 240—260 мм, соответственно за теплый период — 100—120 и 80 мм. Твердые осадки составляют 70 %. Число дней с туманами около 65 в году, половина из них приходится на теплый период. Пасмурных дней в году около 180, в июле—августе — по 20—25 в месяц. В целом в период вегетации преобладает холодная пасмурная погода с частыми туманами.

Зональное положение и растительность. Согласно зональному делению северных территорий (Короткевич, 1958, 1972; Александрова, 1983), архипелаг Северная Земля расположен в зоне полярных пустынь, а о-в Большевик — в ее южной полосе. В качестве самых общих черт растительности зональных сообществ о-ва Большевик, характерных для полярных пустынь в целом, можно отметить сильную разреженность покрова (голый грунт занимает от 70 до 95 %), его общую приземистость и почти одноярусность, доминирование споровых, особенно мхов, преобладание в составе сосудистых растений злаков и разнотравья и отсутствие в зональных сообществах деревянистых растений и осоковых. То, что остров находится в южной полосе зоны, объясняет нахождение некоторых видов, которые в соответствии с критериями ее самостоятельного статуса, отличного от зоны тундр, уже не должны в ней встречаться.

До недавнего времени данные о растительности о-ва Большевик были ограничены краткой информацией, содержащейся в описании природных условий (Таймыро-Североземельская область, 1970; Большиянов, Макеев, 1995), и для его северной части — в аннотированном списке флоры сосудистых растений (Сафронова, 1993), а также в 3 статьях по споровым растениям (Афонина, Матвеева, 2003; Потемкин, Матвеева, 2004; Журбенко, Матвеева, 2006). Публикация результатов геоботанического обследования южной половины острова Н. В. Матвеевой (2006) восполняет этот пробел, поэтому в данной работе отметим лишь некоторые черты растительности, важные для оценки участия сосудистых растений в растительном покрове.

Наиболее разнообразна растительность приморской равнины. В зональных сообществах на низких пологих водораздельных увалах, сырых в течение всего вегетационного сезона, при общем низком (10—30 %) проективном покрытии доминируют мхи (*Aulacomnium turgidum*, *Orthothecium chryseon*, *Racomitrium lanuginosum*, *Sanionia uncinata* и др.) и злаки *Deschampsia borealis* и *Alopecurus alpinus*). Эти сообщества имеют 2 типа горизонтальной структуры — куртинно-подушечный и полигонально-сетчатый. В более дренированных местообитаниях по краям увалов или на их относительно крутых склонах растут *Salix polaris* и *Saxifraga cespitosa* (очень редко встречается осока *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica*, здесь же найдены редкие на острове *Minuartia macrocarpa*. На увалах имеются норы леммингов, на которых развита зоогенная разнотравно-злаковая растительность с высокой (до 80—100 %) сомкнутостью покрова и доминированием злаков (*Alopecurus alpinus*), разнотравья (*Saxifraga cernua*, *Papaver polare*) и мхов (*Ditrichum flexicaule*, *Polytrichastrum alpinum*, *Sanionia uncinata*, *Timmia austriaca*). В небольших мелких термокарстовых лужах дно сплошь покрыто мхом *Warnstorfia sarmentosa*, а верхний ярус сложен *Alopecurus alpinus*. На супесчаных дренированных субстратах с маломощным снежным покровом и его ранним сходом на склонах увалов, узких мысах между отрогами ручьев, на плоской части у края каменистых выходов и на седловинах внутри их массивов развиты полигональные сообщества, в которых центральные части полигонов покрыты коркой из печеночника *Gymnomitrion corallioides*, а края полигонов и трещины заполнены мощной дерниной из *Racomitrium lanuginosum*. На пологих склонах и днищах долин ручьев большую площадь занимают снежники. В наиболее сырых биотопах с поздно тающим снегом развиты пионерные группировки с *Phippsia algida*, в которых общее покрытие не превышает 5 %. Более дренированные склоны сплошь затянуты тонкой (0.5 см) «коркой» печеночника *Gymnomitrion corallioides*, в которую вкраплены *Dit-*

richum flexicaule, *Pogonatum urnigerum*, *Pohlia drummondii*, *Oligotrichum hercynicum* и др., а иногда крупные подушки лишайника *Cetrariella delisei*. На подгорных сырых шлейфах, с постоянным в течение всего лета подтоком холодной талой воды развиты сообщества с доминированием злака *Dupontia fisheri* и печеночников *Marsupella arctica* и *Scapania nemorea*. В каменных развалах гранодиоритов и алевролитов на мелкоземе среди крупных глыб имеются небольшие разрозненные фрагменты мохово-лишайниковых группировок из *Racomitrium lanuginosum*, *Gymnomitrion corallioides, Flavocetraria cucullata, F. nivalis, Parmelia omphalodes, Sphaerophorus fragilis, S. globosus,* в которых нет сосудистых растений.

По мере удаления от берега моря разнообразие и без того не слишком богатой растительности снижается. Заметные изменения в растительном покрове видны уже в 10 км от моря, когда заканчивается приморская аккумулятивная равнина. Большая часть территории в глубине острова — это каменные развалы разных пород, часто лишенные растительности, но местами с характерными подушками, образуемыми тремя видами мхов (*Andreaea rupestris* var. *papillosa*, *Dicranoweisia crispula*, *Schistidium papillosum*) и лишайником *Cetrariella delisei*, а также единичными цветковыми растениями, преимущественно *Phippsia algida* и немногими видами камнеломок (*Saxifraga hyperborea*, *S. cernua*, *S. foliolosa*). Исключение составляют небольшие (протяженностью от 100—200 м до 0.5—1 км) участки древних речных террас в среднем течении рек Студеной и Лагерной, где имеются полигональные сообщества с общим проективным покрытием 10—30 %. В них обильны злаки *Deschampsia borealis*, *Alopecurus alpinus*, *Poa abbreviata*, *P. lindebergii*, ожика *Luzula confusa*, виды разнотравья *Cerastium bialynickii*, *Papaver polare*, *Novosieversia glacialis*, *Saxifraga cespitosa*, *S. platysepala*, *Stellaria edwardsii* и кустарнички *Dryas punctata*, *Salix polaris* и *S. arctica*. Эти красочные во время цветения маков и камнеломок фрагменты — оазисы среди крайне обедненной растительности внутренних районов острова. Похожие сообщества отмечены и на северном его берегу в пределах приморской равнины на щебнистых склонах горы Звездина (Сафронова, 1993).

На денудационной высокой равнине во внутренних частях острова в среднем течении р. Голышева разнообразие растительности значительно меньше, чем на приморской. Обеднен и состав сообществ, особенно цветковых растений. Сообщества на пологих выровненных участках и крупно глыбистых развалах на высотах 130—170 м являются заметно обедненными вариантами ассоциаций, развитых в районе бухты Солнечной. На обширных пространствах наиболее высокой части плато на высоте более 300 м они ближе всего к сообществам снежников. Отличительная черта их состава — присутствие только 3 видов цветковых (*Phippsia algida*, *Saxifraga cernua* и *S. hyperborea*). На нунатаке среди ледника Ленинградского сосудистых растений нет, в скудном покрове доминируют повсеместные на острове мхи *Polytrichastrum alpinum*, *Racomitrium ericoides* и *Sanionia uncinata*, с вкраплениями в основном накипных лишайников, а также *Stereocaulon groenlandicum*.

Материалы и методы

Места сборов. Сосудистые растения на о-ве Большевик собраны в 1948, 1991, 1997, 1998 и 2000 гг. в 4 пунктах в южной части острова и в 3 — на севере (рис. 1): на приморской равнине на высотах до 100 м на юге (район бухты Солнечной[5]) и на севере (мыс Баранова, р. Базовая) острова; на приподнятой денудационной равнине на высотах 170 и 300 м в среднем течении р. Голышева в 18 км вглубь от пролива Вилькицкого на юго-востоке; на древних речных террасах в среднем течении рек Студеной[6] и Лагерной на расстоянии 15—17 км от берега моря на высотах 130 и 150 м на юго-востоке и юго-западе острова (табл. 1).

Краткая характеристика ландшафтов. Приморская равнина на юге острова в районе бухты Солнечной (рис. 1, *1*) в междуречье рек Шумной, Тележной и Скалистой тянется полосой шириной 8—10 км, имеет слабый уклон на юг, рассечена, кроме речных долин, многочисленными ложбинами (с пологими склонами) стока талой воды. Общий вид поверхности — равнина с обширными плоскими участками, длинными и пологими, реже крутыми и короткими склонами, плосковогнутыми днищами временных водотоков и многочисленными крупнообломоч-

[5] Б. Н. Городков, скорее всего, гербаризировал в окрестностях полярной станции Солнечной, хотя точно сказать этого нельзя, поскольку указания о месте сборов в статье Е. С. Короткевича (1958) нет.

[6] Небольшой гербарий геологов НИИГА собран на морском побережье в районе мыса Касаткина вблизи устья р. Студеной.

ными выходами гранодиоритов и алевролитов. Один из таких выходов — гора Большая (140 м) располагается примерно в 3 км от берега моря. Характерная черта ландшафта — сырые подгорные шлейфы, по которым в течение всего вегетационного периода идет сток вод тающих снежников. Плоские участки равнины и пологие склоны слагаются средними и тяжелыми морскими суглинками. В долинах рек и ручьев есть песчаные и супесчаные грунты аллювиального происхождения. Реки Шумная, Тележная и Скалистая — молодые, их долины выполнены крупнообломочным материалом. На большей части течения они имеют V-образный профиль. Вблизи устья р. Шумной берега пологие, есть выходы песков. Подобный тип ландшафта вполне характерен для равнинных территорий Таймыро-Североземельской области.

В пределах приморской равнины находятся и районы на северо-западе острова, где работала И. Н. Сафронова (рис. 1, *2—4*); их подробное описание можно найти в неоднократно упоминавшейся работе (Сафронова, 1993). Обследованная территория ограничена на западе проливом Шокальского, на востоке — заливом Ахматовой, на юге — оз. Спартаковским. Ее северная половина имеет равнинный рельеф с высотами 20—50 м, южная (куда был совершен маршрут на вездеходе) — занята низкогорными массивами высотой до 300—500 м, сложенными главным образом песчаниками и сланцами. Характерны каменистость и щебнистость поверхности, что является одной из причин сильной разреженности покрова, особенно на склонах гор. Наиболее разнообразна растительность на подгорных равнинах и террасах крупных рек.

Широко представленный во внутренних районах острова элемент ландшафта — денудационная равнина верхнего уровня с отметками высот выше 100—120 м — начинается на расстоянии 8—10 км от берега моря. Ее ширина в разных частях острова варьирует в зависимости от местоположения ледников. В среднем течении р. Голышева (рис. 1, *5*), где мы работали 1—7 августа 2000 г., ее ширина около 30 км, высотный уровень русла реки 130 м. Река протяженностью всего 35 км берет начало от ледника Ленинградского и течет почти строго с севера на юг. Она относится к молодым рекам позднечетвертичного заложения. Правый берег реки сложен алевролитами, алевропесчаниками и глинистыми сланцами, местами прорван магматическими образованиями (гранодиоритами и дайками кварцевых порфиров). Основной элемент ландшафта — высокая равнина, сложенная мелкообломочным материалом алевролитов и гранодиоритов, которая тянется на сотни метров. Склон в долину реки разделен на полосы: сначала идет нагромождение крупных обломков гранодиоритов с небольшими «карманами» и «пятнами» суглинистого грунта, затем — пологий склон шириной около 500 м, сложенный суглинками с большим содержанием мелких обломков той же породы.

В среднем течении р. Студеной (рис. 1, *6*) мы работали 13—16 августа 1998 г. на ее левом берегу, сложенном мелко- и крупнообломочным материалом, рассеченным V-образными долинами-распадками с глубоким врезом и крутыми склонами, почти напротив устья ее правого притока — р. Тихой. Участок террасы площадью примерно 0.5 × 1.5 км на севере и западе ограничен крутыми спусками в долину р. Студеной и ее короткого безымянного притока, на востоке — слабо выраженной ложбиной стока, после которой идет сырой шлейф и подъем к каменистым выходам, а на юге — каменистой сопкой. По мере удаления от реки он плавно переходит в денудационную равнину высокого уровня. По сравнению с приморской равниной в районе бухты Солнечной терраса расположена выше (130 м) и она более щебнистая. Субъективно щебнистый субстрат теплее и более дренирован, чем на приморской равнине, где преобладают суглинистые грунты. Аналогичный, но меньшего

размера, участок имеется в среднем течении р. Лагерной (рис. 1, *7*), который мы посетили во время автомобильного маршрута бухта Солнечная—р. Голышева, и где во время 2 кратковременных остановок (1 и 7 августа 2000 г.) удалось сделать 3 геоботанических описания, на основании которых и был составлен список сосудистых растений. Участок площадью примерно 100 × 200 м вытянут в меридиональном направлении вдоль берега реки, на востоке круто обрывается в ее долину, а с запада ограничен резким подъемом на плато.

Полевой метод. В поле растения собирали как специально с целью выявления всего флористического разнообразия, так и в процессе описания растительности. Только об одном из 7 районов (окрестности бухты Солнечной) можно сказать, что выявлена его конкретная флора (Толмачев, 1932). Это было обеспечено как значительной площадью и широким охватом элементов ландшафта, так и большой продолжительностью работы по времени. В работе И. Н. Сафроновой (1993) для севера острова приведена сводная информация по нескольким разобщенным территориям. В районе р. Голышева на верхней денудационной равнине сборы были, во-первых, кратковременны (1 неделя), во-вторых, на небольшой (примерно 2 × 5 км) территории. Еще более краткой была работа на речных террасах рек Студеной (4 дня) и Лагерной (4 ч), где сборы растений или записи о них при описании растительности были сделаны только для 1 элемента ландшафта (в обоих случаях на участках террас, вытянутых вдоль крутого берега долины реки). И хотя это флористически наиболее богатые биотопы, нельзя считать, что был выявлен весь набор видов, произрастающих в каждом районе на пространстве, соответствующем территории конкретной флоры. По названным причинам при анализе флоры острова речь идет о составе видов на 3 геоморфологических поверхностях, о которых сказано выше (при этом раздельно для северной и южной частей приморской равнины).

Работа с коллекциями. Гербарий, собранный несколькими коллекторами на протяжении более полувека, определяли в разное время различные специалисты. Видовая принадлежность большинства образцов не вызывает сомнений, но для некоторых критических видов потребовалась ревизия, которая и была осуществлена с помощью квалифицированных экспертов северной флористики, о чем речь пойдет далее. При подготовке настоящей публикации были просмотрены все имеющиеся гербарные материалы: сборы геологов НИИГА, хранящиеся в гербарных фондах Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН) и доступные для ревизии; коллекция И. Н. Сафроновой, переданная в те же фонды, но пока не инсерированная; гербарий авторов, который после выхода статьи будет передан туда же, а пока находится в Лаборатории растительности Крайнего Севера, где с ним можно ознакомиться всем желающим. Сборы Б. Н. Городкова, а также географа И. С. Михайлова не удалось обнаружить ни в гербарных фондах БИН РАН, ни в НИИ Арктики и Антарктики, где работал Е. С. Короткевич.

В систематическом списке (табл. 2) семейства расположены по системе Энглера, роды и виды — по алфавиту. Названия видов даны по Арктической флоре СССР (1960—1987).

На основании информации о встречаемости и обилии видов в 250 геоботанических описаниях, гербарных сборов и общих впечатлениях о распределении видов дана оценка (табл. 2) их встречаемости, обилия и активности по следующим шкалам и градациям: *встречаемость*: очень редко — 1—3 образца (в 1—2 районах); редко — 4—10 (в 1—3); спорадично — 11—50 (более 3); часто — 51—100 образцов; очень часто — более 100 образцов; *обилие*: 1 — растет единичными (1—5) особями (балл «r» в геоботанических описаниях); 2 — число особей в сообществе более 5, проективное покрытие до 5 %; 3 — число особей любое, проективное покры-

ТАБЛИЦА 2

Список сосудистых растений о-ва Большевик

Таксон	Географическое положение					Встречаемость	Обилие	Жизненная форма	Географический элемент		Ландшафтно-зональная группа
	бухта Солнечная	мыс Баранова, р. Базовая	р. Голышева	р. Студеная	р. Лагерная				широтный	долготный	
Poaceae											
Alopecurus alpinus Smith	II	+	III	III	+	ОЧ	3	ТПдк	А	Ц	ЭВ
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	V	+				ОР	1	ТПдк	АА	Ц	ГЕ
Calamagrostis holmii Lange	V					ОР	1	ТПдк	А	Аз	ГЕ
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	II	+		III		Ч	3	ТПпд	А	Аз	ЭВ
Dupontia fischeri R. Br.	III	+			+	С	3	ТПдк	А	Ц	ГЕ
Festuca brachyphylla Schult. et Schult.		+		V		ОР	1	ТПпд	АА	Ц	ГЕ
F. hyperborea Holmen				V		ОР	1	ТПпд	А	Ц	ЭВ
F. viviparoidea Krajina ex Pavlicek		+				ОР	1	ТПпд	А	Ц	ГЕ
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.		+				ОР	1	ТПкк	АА	Ц	ГЕ
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	II	+	II	IV	+	Ч	3	ТПпд	А	Ц	ГИ
P. concinna (Th. Fries) Lindeb.	V					ОР	1	ТПпд	А	ЕА	ГЕ
Pleuropogon sabinii R. Br.	V					ОР	1	ТПдк	А	Ц	ЭВ
Poa alpigena (Blytt) Lindm.	III	+		IV		С	3	ТПдк	АА	Ц	ГЕ
P. arctica R. Br.	IV	+		IV	+	Р	2	ТПдк	А	Ц	ГЕ
P. abbreviata R. Br.	V	+		III	+	С	3	ТПпд	А	Ц	ГЕ
P. lindebergii Tzvel.				IV		Р	2	ТПпд	А	ЕА	ГИ
P. pseudoabbreviata Roshev.		+		IV		ОР	1	ТПпд	АА	Аз	ГЕ
Puccinellia angustata (R. Br.) Rand et Redf.		+				ОР	1	ТПпд	А	Ц	ГЕ
P. phryganodes (Trin.) Scribn. et Merr.	V					ОР	1	ТПнп	А	Ц	ГЕ
Cyperaceae											
Carex ensifolia Turcz. ex V. Krecz. subsp. *arctisibirica* Jurtz.	IV	+		IV		Р	3	ТПдк	А	Аз	ГЕ
C. stans Drej.	V					ОР	1	ТПдк	А	Ц	ГЕ
Eriophorum angustifolium Honk.	V					ОР	1	ТПдк	ПЗ	Ц	ПЗ
Juncaceae											
Juncus biglumis L.	IV	+		V		Р	1	ТПкк	АА	Ц	ГЕ
Luzula confusa Lindeb.	III	+	IV	IV	+	С	3	ТПкк	АА	Ц	ЭВ
L. nivalis (Laest.) Spreng.	III	+	IV	III	+	Ч	2	ТПкк	А	Ц	ГЕ
Salicaceae											
Salix arctica Pall.		+		IV		ОР	2	КЧпа	А	Ц	ЭВ
S. polaris Wahlenb.	III	+	IV	III	+	С	3	КЧпг	А	ЕА	ЭВ
**S. reptans* Rupr.				V		ОР	1	Кга	А	ЕА	ГЕ
Polygonaceae											
Oxyria digyna (L.) Hill	IV	+		III		С	1	ТПдк	АА	Ц	ГЕ

Таксон	Географическое положение: бухта Солнечная	мыс Баранова, р. Базовая	р. Голышева	р. Студеная	р. Лагерная	Встречаемость	Обилие	Жизненная форма	Географический элемент: широтный	долготный	Ландшафтно-зональная группа
Caryophyllaceae											
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. subsp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm.	V	+		III		С	1	ТПск	А	Аз	ГЕ
C. regelii Ostenf.	II	+		IV		Ч	2	ТПск	А	Аз	ГИ
Gastrolychnis affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozh.		+			+	ОР	1	ТПск	А	Ц	ГЕ
G. apetala (L.) Tolm. et Kozh.		+				ОР	1	ТПск	АА	Ц	ГЕ
Minuartia macrocarpa (Pursh) Ostenf.	IV	+		V	+	Р	1	ТПск	АА	Аз	ЭВ
M. rubella (Wahlenb.) Hiern		+		IV		Р	1	ТПск	А	Ц	ГЕ
Stellaria crassipes Hult.		+				ОР	1	ТПдк	А	Ц	ЭВ
S. edwardsii R. Br.	II	+	II	III	+	ОЧ	2	ТПдк	А	Ц	ЭВ
Ranunculaceae											
Ranunculus hyperboreus Rottb.	V					ОР	1	ТПнп	А	Ц	ГЕ
R. nivalis L.				V*		ОР	1	ТПкк	А	Ц	ГЕ
R. sabinii Rottb.	IV	+				С	2	ТПкк	А	Ц	ЭВ
R. sulphureus C. J. Phipps	III	+	V	III	+	С	2	ТПкк	А	Ц	ЭВ
Papaveraceae											
Papaver polare (Tolm.) Perf.	III	+	III	II	+	ОЧ	2	ТПск	А	Ц	ЭВ
Brassicaceae											
Cardamine bellidifolia L.	III	+	III	III	+	Ч	2	ТПск	АА	Ц	ГЕ
Cochlearia groenlandica L.		+				ОР	1	ТМск	А	Ц	ЭВ
Draba alpina L.		+				ОР	1	ТПск	АА	Ц	ЭВ
D. fladnizensis Wulf.		+	IV	V		Р	1	ТПск	АА	Ц	ГЕ
D. macrocarpa Adams	V	+		IV		Р	1	ТПск	А	Ц	ЭВ
D. oblongata R. Br.	IV	+	III	III	+	ОЧ	2	ТПск	А	Ц	ГИ
D. pauciflora R. Br.	IV	+	+	IV	+	С	1	ТПск	А	Ц	ГЕ
D. pseudopilosa Pohle	IV	+		IV		С	2	ТПск	А	Аз	ГЕ
D. subcapitata Simm.	V	+		IV	+	С	1	ТПск	А	Ц	ГИ
Parrya nudicaulis (L.) Regel		+		V		ОР	1	ТПко	АА	Аз	ГЕ
Saxifragaceae											
Saxifraga cernua L.	II	+	II	II	+	ОЧ	3	ТПсо	АА	Ц	ЭВ
S. cespitosa L.	III	+	V	II	+	С	3	ТПск	АА	Ц	ЭВ
S. foliolosa R. Br.	III	+	III	V		Ч	2	ТПкк	АА	Ц	ЭВ
S. hyperborea R. Br.	III	+	II	V		ОЧ	2	ТПкк	АА	Ц	ГИ
S. nivalis L.	IV	+	III	IV	+	С	2	ТПкк	АА	Ц	ЭВ
S. oppositifolia L.	IV	+		IV	+	С	1	ТПск	АА	Ц	ЭВ
S. platysepala (Trautv.) Tolm.		+		III		Р	1	ТПсо	А	Ц	ЭВ
S. serpyllifolia Pursh	V	+		IV	+	Р	2	ТПск	А	Аз	ЭВ
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith	III	+	III	III	+	Ч	2	ТПкк	АА	Ц	ГЕ

Таксон	Географическое положение: бухта Солнечная	мыс Баранова, р. Базовая	р. Голышева	р. Студеная	р. Лагерная	Встречаемость	Обилие	Жизненная форма	Географический элемент: широтный	долготный	Ландшафтно-зональная группа
Rosaceae											
Dryas punctata Juz.	V	+		III	+	Р	3	КЧпа	АА	Ц	ГЕ
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle	V	+		III	+	С	2	ТПск	А	Аз	ЭВ
Potentilla hyparctica Malte	IV	+		IV	+	С	2	ТПск	А	Ц	ГЕ
Primulaceae											
Androsace triflora Adams		+		V	+	ОР	1	ТПск	А	Аз	ГЕ
Boraginaceae											
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge	IV	+		IV		С	2	ТПск	АА	ЕА	ЭВ
Scrophulariaceae											
Lagotis glauca Gaertn. subsp. *minor* (Willd.) Hult.					+	ОР	1	ТПкк	А	Аз	ГЕ
Asteraceae											
**Artemisia borealis* Pall.				V		ОР	1	ТПск	АА	Аз	ГЕ

Примечание. Встречаемость: ОЧ — очень часто, Ч — часто, С — спорадически, Р — редко, ОР — очень редко. Жизненные формы: Кга — кустарники гемипростратные аэроксильные; кустарнички простратные: КЧпа — аэроксильные, КЧпг — геоксильные; травы поликарпические: ТПдк — длиннокорневищные, ТПкк — короткокорневищные, ТПск — стержнекорневые, ТПпд — плотнодерновинные, ТПко — корнеотпрысковые, ТПнп — наземноползучие, ТПсо — столонообразующие; травы монокарпические: ТМск — стержнекорневые. Географические элементы: широтные: А — арктические, АА — арктоальпийские, П — полизональные; долготные: Ц — циркумполярные, ЕА — евразиатские, АЗ — азиатские. Ландшафтно-зональные группы: ГИ — гипераркты, ЭВ — эвараркты, ГЕ — гемиаркты, П — полизональные. Римские цифры — активность видов: II — высокоактивные, III — среднеактивные, IV — малоактивные, V — неактивные виды. Арабские цифры: обилие (см. в тексте). * — виды, известные только по гербарным образцам.

тие более 5 %, доминирует в разных или хотя бы одной ассоциации; *активность*:[7] высокоактивный, среднеактивный, малоактивный, неактивный вид.

При анализе географической структуры флоры приняты географические элементы, в которых предпочтение отдано современному ареалу с учетом преимущественного распространения в тех или иных регионах (зоне или долготном секторе): *широтные* — арктический, арктоальпийский, полизональный; *долготные* — циркумполярный, евразиатский (в том числе виды, заходящие на североамериканский материк) и азиатский.

Для анализа ландшафтно-зонального распределения видов с учетом оптимума произрастания, особенно в зональных сообществах, использована система, пред-

[7] Интегрированный показатель, предложенный Б. А. Юрцевым (1968), отражающий меру преуспевания вида в конкретном ландшафте. Из-за отсутствия видов, чье участие в ландшафте соответствовало категории «особоактивный вид», ее не выделяли. Оценка этого показателя была возможна только для 3 районов на юге острова, для остальных — в соответствующей графе в табл. 2 отмечено лишь присутствие видов.

ложенная Ю. И. Черновым (1978): *гиперарктЫ* (высокоарктические виды, распространенные преимущественно на островах полярного бассейна в зоне полярных пустынь и в северной части подзоны арктических тундр), *эваркты* (арктические виды, наиболее характерные для подзоны арктических и северной полосы типичных тундр); *гемиаркты* (виды наиболее широко распространенные в подзоне типичных тундр, в арктических тундрах малочисленны или отсутствуют) и *полизональные* (виды с широким распространением в нескольких зонах без явного преимущества в распространении в какой-либо одной).

Для анализа жизненных форм использована схема, разработанная Т. Г. Полозовой (1978, 1986) для тундровой зоны п-ова Таймыр. Выделены следующие жизненные формы: деревянистые растения (кустарники и кустарнички); травы (поликарпические и монокарпические): стержнекорневые, коротко- и длиннокорневищные, плотнодерновинные, наземноползучие, столонообразующие, корнеотпрысковые.

Результаты и обсуждение

Таксономический комментарий

Прежде чем приступить к таксономическому анализу, считаем необходимым пояснить свою позицию относительно таксономии и номенклатуры нескольких видов, приводимых ранее для о-ва Большевик, которые после консультаций с В. В. Петровским и Н. Н. Цвелёвым не включены в список и во флористический анализ.

Род *Deschampsia*. Для севера о-ва Большевик приведены (Сафронова, 1993) *D. borealis* (Trautv.) Roshev. и *D. glauca* Hartm. Согласно аннотированному списку, в указанной статье первый вид редок, отмечены его единичные экземпляры, второй обычен и даже обилен в некоторых типах сообществ. Из монографии Н. Н. Цвелёва (1976) следует, что *D. glauca* — вид, описанный из горных лесных районов Скандинавии, к востоку от Урала становится все более редким. При повторном просмотре гербария с островов Большевик и Октябрьской Революции Н. Н. Цвелёв отнес все образцы щучки к *D. borealis*, в том числе и образцы всех коллекторов с последнего острова, которые ранее приводили как *D. brevifolia* R. Br. (Сафронова, 1981). Таким образом для архипелага Северная Земля известен 1 вид этого рода.

Род *Festuca*. В предыдущих публикациях для о-ва Большевик упоминался только 1 вид — *F. viviparoidea*. На юге острова виды рода *Festuca* встречаются крайне редко: в течение 3 полевых сезонов найдено всего 4 экземпляра в бассейне р. Студеной. Их идентификация вызвала сложности. Первоначально все они были определены как *F. brachyphylla*. При подготовке чек-листа для Панарктической флоры по просьбе норвежских специалистов (R. Elven, Университет г. Осло) гербарий по этой группе из Таймыро-Североземельского сектора Российской Арктики был отправлен в Норвегию, где образцы из южной части о-ва Большевик были отнесены к 3 видам: *Festuca brachyphylla*, *F. hyperborea* и *F. brevissima* Jurtz. Последний вид, который имеет камчатско-чукотско-американское распространение, после повторной (по нашей просьбе) ревизии был определен как *F. brachyphylla*. Это демонстрирует трудности в различении видов в пределах наиболее полиморфной и вследствие этого очень сложной в систематическом отношении секции *Festuca* L., объединяющей группу узколистных форм, относительно трактовки и объема которых разными авторами высказывались разные точки зрения. Не являясь специалистами в данной области, мы согласились принять предлагаемую трактовку, согласно которой на о-ве Большевик имеются 3 вида: *Festuca brachyphylla* и *F. hyperborea*

в южной части острова и *F. viviparoidea* — в северной, хотя, по нашему мнению, правильнее было бы рассматривать их в составе *F. brachyphylla* aggr.

Род *Phippsia*. Образцы *Phippsia* x *algidiformis* (H. Smith) Tzvel. (в краткой заметке И. Н. Сафроновой (2001) вид приведен под названием *Phippsia* x *algidifolia*) переопределены Н. Н. Цвелёвым как *P. algida*.

Род *Draba*. В двух публикациях приведены *D. macrocarpa* Adams (Короткевич, 1958) и *D. kjellmanii* Lid. ex Ekman (Сафронова, 1993). Таксономические взаимоотношения этих видов из секции *Alpinae* Tolm. недостаточно ясны. Авторы проекта по панарктической флоре R. Elven и A. Elvebakk (1996) вслед за G. A. Mulligan (1974) включают оба этих вида в состав *D. corymbosa* R. Br. Не вдаваясь в дискуссию по этому поводу, мы принимаем рекомендацию В. В. Петровского рассматривать *D. kjellmanii* как западную высокоарктическую расу *D. macrocarpa*. В краткой заметке И. Н. Сафроновой (2001) был добавлен еще один вид этого рода — *D. lactea* Adams. В результате ревизии всех доступных гербарных образцов крупок 3 близкородственных и в условиях высоких широт трудно различаемых видов *D. lactea*, *D. fladnizensis* и *D. pseudopilosa* большинство экземпляров отнесено нами к последнему виду и лишь несколько — к *D. fladnizensis*.

Род *Stellaria*. Нахождение на о-ве Большевик *Stellaria ciliatosepala* Trautv. — растения, свойственного умеренноарктическим районам тундровой зоны, — мало вероятно. Скорее всего, за этот вид были приняты крупные особи *S. edwardsii*. К сожалению, образцы, относимые к *S. ciliatosepala*, оказались недоступны для тщательного изучения.

Род *Braya*. Мы сочли нецелесообразным включать в список *B. purpurascens* (R. Br.) Bunge — вид, характерный в Арктике для карбонатных субстратов. Он был приведен в публикации Е. С. Короткевича (1972) без указания места сбора. Как было сказано в начале статьи, первая информация о флоре базировалась на кратком (1 сут) посещении острова в его южной части. Впоследствии этот вид не был найден никем из работавших на острове более длительное время в разных районах, в том числе и в окрестностях бухты Солнечной, где, скорее всего, и собирал гербарий Б. Н. Городков. Мы предполагаем, что в список о-ва Большевик этот вид был включен ошибочно. В той же поездке эти исследователи в дальнейшем работали на о-ве Октябрьской Революции, где в разные годы многие коллекторы собирали *B. purpurascens* в обычных для вида карбонатных экотопах.

Мы также не включили в список флоры в качестве самостоятельных таксонов указанные в цитируемых работах гибриды *Salix reptans* × S. *arctica* (Короткевич, 1958) и *Dryas* × *vagans* Juz. (Сафронова, 1993).

По соображениям, изложенным выше, в данной работе в общий для о-ва Большевик список сосудистых растений (табл. 2) не включены приводимые ранее (Короткевич, 1958; Сафронова, 1993, 2001) следующие 8 таксонов: *Braya purpurascens*, *Deschampsia glauca*, *Draba kjellmanii*, *D. lactea*, *Dryas* × *vagans*, *Phippsia* × *algidiformis*, *Stellaria ciliatosepala*, *Salix reptans* × *S. arctica*.

В данной работе все расчеты проведены только на уровне вида. Мы разделяем мнение о спорности выделения северных популяций широко распространенных видов в качестве подвидов с последующими таксономическими операциями (Чернов, Матвеева, 2002). Северные флористы, стремясь подчеркнуть специфику и своеобразие флоры Арктики, нередко выделяют подвиды, которые отражают не более чем фенотипические преобразования на сплошном климатическом градиенте, что противоречит классическому и строгому смыслу категории подвида, основанному на регионально-дискретном, а не на клинальном характере изменений признаков, связанных с широтными градиентами природных факторов. Обычно от-

личия таких внутривидовых форм на широтном векторе к северу сводятся к меньшим размерам всего растения или отдельных органов (листьев, цветоносов), укороченности побегов, большей опушенности (если таковая присуща виду), формированию дернистых форм, вплоть до подушек и шпалер и др. Нередки случаи, когда 2 подвида отмечают в пределах одной конкретной флоры, что противоречит самой идее формирования подвидов: необходимости географической (региональной) изоляции. При оценке богатства флоры в таких случаях виды иногда суммируют с подвидами (при этом части одной единицы складывают и получают 2 единицы!). Во флоре о-ва Большевик (Сафронова, 1993) 3 вида (*Poa alpigena*: subsp. *alpigena* и subsp. *colpodea*; *P. abbreviata*: subsp. *abbreviata* и subsp. *jordalii*; *Cerastium regelii*: subsp. *regelii* и subsp. *caespitosum*) представлены 2 подвидами (каждый). Для двух последних видов не типовые подвиды выделены по признаку формирования крупных плотных дернистых особей. Усиление дернистости, образование подушечных форм отмечено для многих, в том числе и споровых, растений, для которых такая форма роста нехарактерна в более южных районах, но подвиды для них не выделяли.

Анализ флоры

Таксономический анализ. По имеющимся к настоящему моменту данным во флоре о-ва Большевик достоверно выявлены 68 видов сосудистых растений, которые относятся к 15 семействам и 35 родам (табл. 2). По сравнению с предыдущими публикациями (Короткевич, 1958; Сафронова, 1993, 2001) добавлены 9 видов, найденных авторами на южном берегу в окрестностях бухты Солнечной (*Calamagrostis holmii*, *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*, *Festuca brachyphylla*, *F. hyperborea*, *Phippsia concinna*, *Pleuropogon sabinii*, *Puccinellia phryganodes*, *Ranunculus hyperboreus*), и исключены 8 таксонов, о которых сказано выше.

В пределах 15 семейств виды распределены следующим образом. Только 5 из них, в число которых в данном анализе мы включаем и содержащие 4 вида, можно считать многовидовыми (табл. 3), поэтому традиционная в северной флористике оценка доли 10 ведущих семейств невозможна.

Наиболее богатые семейства (*Poaceae*, *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*, *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae*) объединяют 50 видов (или 73.5 % флоры острова). Это меньше, чем во флоре о-ва Октябрьской Революции (Сафронова, 1981) и архипелага Земля Франца-Иосифа (Александрова, 1983), где те же 5 семейств содержат соответственно 76.9 и 80.8 % видов.

Самое богатое на острове сем. *Poaceae* (19 видов) устойчиво занимает первое место во всех региональных флорах, как в полярных пустынях, так и в тундровой зоне, но на острове число видов в 1.5 раза меньше, чем во флоре самой северной из

ТАБЛИЦА 3

Наиболее богатые семейства и роды сосудистых растений во флоре о-ва Большевик

Семейство	Число видов	Место во флоре	Род	Число видов	Место во флоре
Poaceae	19	1	*Saxifraga*	9	1
Brassicaceae	10	2	*Draba*	7	2
Saxifragaceae	9	3	*Poa*	5	3
Caryophyllaceae	8	4	*Ranunculus*	4	4
Ranunculaceae	4	5			

подзон Таймыра (Матвеева, 1998). Следующие по числу видов — семейства *Brassicaceae* (10 видов) и *Saxifragaceae* (9), чье высокое положение в таксономических спектрах характерно и для самых северных территорий зоны тундр. По сравнению с подзоной арктических тундр Таймыра видов в них меньше: в первом в 2, во втором в 1.4 раза. Еще только в 2 семействах, *Caryophyllaceae* (6 видов) и *Ranunculaceae* (4), более 3 видов. По 3 вида в семействах *Cyperaceae*, *Juncaceae*, *Rosaceae* и *Salicaceae* и по 1 — в *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Papaveraceae*, *Polygonaceae*, *Primulaceae*, *Scrophulariaceae*. В разных подзонах тундровой зоны 8 из них (кроме *Juncaceae* и *Primulaceae*) входят в группу 10 ведущих семейств, а *Asteraceae* и *Cyperaceae* занимают высокие позиции в систематической структуре любой региональной или конкретной флоры. В 2 последних число видов резко снижено даже в сравнении с самой северной полосой тундровой зоны Таймыра, где для *Cyperaceae* известно 14 видов, а для *Asteraceae* — 17. На о-ве Большевик маловидовые семейства включают 26 % флоры. Южнее на долю таких семейств приходится не более 10 %.

Из 35 родов только 4 (*Draba*, *Saxifraga*, *Poa* и *Ranunculus*) можно считать многовидовыми (табл. 3), которые объединяют 36.2 % флоры острова. В родах *Festuca*, *Salix* по 3 вида, в остальных 29 — по 1—2 (в 20 родах по 1 виду, в 9 — по 2). Большинство из них и в тундровой зоне относятся к маловидовым. Но роды *Carex* (2 вида) и *Eriophorum* (1) даже в самой северной из подзон тундр входят в 10 ведущих. По числу родов флора острова в 4 раза беднее флоры всего Таймыра и в 2 — подзоны арктических тундр.

Таксономическая структура флор приморской равнины и древних речных террас острова такая же, как и всего острова, и только на верхней денудационной равнине видов настолько мало, что только 2 семейства (*Brassicaceae*, *Saxifragaceae*) и 2 рода (*Draba*, *Saxifraga*) можно условно отнести к многовидовым (табл. 3).

Богатство. На о-ве Большевик почти столько же видов (68), как и на соседнем крупном о-ве Октябрьской Революции (65[8]), несколько больше, чем на мысе Челюскин (57), севере Новой Земли (50) и всем архипелаге Земли Франца-Иосифа (52), и почти вдвое больше, чем на островах архипелага Де Лонга (31) (Толмачев, 1959; Сафронова, 1976, 1981; Александрова, 1983; Вехов, Кулиев, 1996; Самарский и др., 1997).

При высоком (70.5 %) сходстве показателей богатства (68 и 65 видов, общих 55) флор соседних крупных островов одного архипелага (Большевик и Октябрьской Революции) на каждом из них есть виды, отсутствующие на другом:

о-в Большевик	о-в Октябрьской Революции
Calamagrostis holmii	*Braya purpurascens*
Carex stans	*Chrysosplenium alternifolium*
Draba fladnizensis	*Cochlearia arctica*
Eriophorum angustifolium	*Draba barbata*
Festuca viviparoidea	*D. pilosa*
Gastrolychnis affinis	*D. pohlei*
Hierochloë alpina	*Dryas octopetala*
Minuartia macrocarpa	*Eutrema edwardsii*

[8] Из числа видов, указанных для о-ва Октябрьской Революции (Сафронова, 1981), исключены *Stellaria humifusa* (вид приведен по образцу, собранному Е. С. Короткевичем 29 VI 1950), который переопределен В. В. Петровским как *S. edwardsii*, и *S. laeta* Richards (преимущественно американский вид, в Российской Арктике известный только с Чукотского п-ова) (см.: Секретарева, 2004), за который, скорее всего, были также приняты образцы *S. edwardsii*.

о-в Большевик

Phippsia concinna
Poa pseudoabbreviata
Ranunculus hyperboreus
R. nivalis
Stellaria crassipes

о-в Октябрьской Революции

Potentilla pulchella
Saxifraga hirculus

Из 13 специфичных для о-ва Большевик видов 11 видов, редкие на острове, встречены только на какой-то одной геоморфологической поверхности в одном районе: *Carex stans*, *Calamagrostis holmii*, *Eriophorum angustifolium*, *Phippsia concinna*, *Ranunculus hyperboreus* — на приморской равнине на юге и *Festuca viviparoidea*, *Hierochloё alpina*, *Puccinellia angustata* — на севере острова; *Ranunculus nivalis* приводится по гербарному образцу (22 VII 1949 В. Х. Егиазаров, Агеев) только для мыса Касаткин Нос; на древних речных террасах найдены *Gastrolychnis affinis* (р. Лагерная) и *Festuca brachyphylla*, *F. hyperborea*, *Poa pseudoabbreviata* (р. Студеная). *Draba fladnizensis* и *Minuartia macrocarpa* найдены в нескольких районах. Почти все (9 из 10) специфичные для о-ва Октябрьской Революции виды найдены в районе распространения карбонатных пород, которых нет на о-ве Большевик, хотя только 5 из них (*Braya purpurascens*, *Draba barbata*, *D. pilosa*, *Dryas octopetala*, *Potentilla pulchella*) являются облигатными кальцефитами. Еще 1 вид — *Eutrema edwardsii* — собран однажды в западной части.

В сравнении с более южными территориями п-ова Таймыр флора всего о-ва Большевик в 2.5 раза беднее таковой самой северной подзоны (арктических тундр) и в 1.5—2 раза любой конкретной флоры в ее пределах, в которых бывает от 96 до 130 видов (Матвеева, 1979, 1998; Ходачек, 1986; Матвеева, Заноха, 1997). От флоры всей тундровой зоны Таймыра она по числу видов составляет всего 17 %.

Обеднение относительно тундровой зоны отмечено не только на уровне видов. Во флоре о-ва Большевик нет 36 семейств и 107 родов из известных для всего п-ова Таймыр (Матвеева, 1998). В основном это — таксоны, бедные видами, распространенные преимущественно в южной части тундровой зоны, в том числе лишь заходящие на юге из бореальной. Но среди отсутствующих и такие богатые в тундрах семейства и роды, как *Fabaceae*, *Ericaceae*, *Taraxacum*, и менее богатые *Equisetaceae*, *Liliaceae*, *Onagraceae*, *Pedicularis*, чьи виды еще достаточно обычны в арктических тундрах.

Соотношение семейств, родов, видов, отражающее таксономическое разнообразие надвидовых таксонов во флоре острова — 1 : 2.3 : 4.5, что заметно ниже, чем в тундровой зоне Таймыра (в подзоне южных тундр — 1 : 2.8 : 7.4, типичных — 1 : 3.0 : 7.8, арктических — 1 : 2.8 : 7.2). Снижена и видовая насыщенность родов (2.0 против 2.6 в разных подзонах тундровой зоны).

Видовое богатство на 3 геоморфологических поверхностях различно и во всех районах беднее, чем на всем острове.

На приморской равнине выявлено 62 вида: 55 на севере (в том числе в окрестностях мыса Баранова — 38 и в долине р. Базовой — 46[9]) и 46 на юге. При общих 39 в каждом районе есть виды, отсутствующие в другом: 7 (*Carex stans*, *Calamagrostis holmii*, *Eriophorum angustifolium*, *Phippsia concinna*, *Pleuropogon sabinii*, *Puccinellia phryganodes*, *Ranunculus hyperboreus*) в бухте Солнечной и 17 (*Androsace triflora*, *Cochlearia groenlandica*, *Draba alpina*, *D. fladnizensis*, *Festuca vivipa-*

[9] Подсчеты по отдельным районам проведены нами по гербарным этикеткам коллекции И. Н. Сафроновой.

ТАБЛИЦА 4

Распределение числа видов по географическим элементам и ландшафтно-зональным группам во флоре о-ва Большевик

Географический элемент / ландшафтно-зональная группа	Приморская равнина		Древняя речная терраса		Верхняя денудационная равнина	Весь остров
	бухта Солнечная	мыс Баранова, р. Базовая	среднее течение р. Студеной	среднее течение р. Лагерной	среднее течение р. Голышева	
Широтный элемент:						
арктический	29	33	29	19	12	43
арктоальпийский	16	22	20	9	10	24
полизональный	1	—	—	—	—	1
Долготный элемент:						
циркумполярный	35	42	34	22	19	49
евразиатский	3	2	4	5	2	5
азиатский	8	11	11	1	1	14
Ландшафтно-зональная группа:						
гипераркты	6	5	7	4	4	7
эваркты	20	23	21	14	11	26
гемиаркты	19	27	21	10	7	34
полизональные	1	—	—	—	—	1

roidea, *Gastrolychnis affinis*, *G. apetala*, *Hierochloë alpina*, *Lagotis glauca*, *Minuartia rubella*, *Parrya nudicaulis*, *Poa pseudoabbreviata*, *Puccinellia angustata*, *Salix arctica*, *Saxifraga platysepala*, *Stellaria crassipes*) на севере (табл. 2).

На речной террасе в среднем течении р. Студеной найдено 46 видов.[10] За исключением *Festuca hyperborea* и *Poa lindebergii*, все они имеются на приморской равнине либо на севере, либо на юге острова. Поскольку был обследован лишь небольшой участок собственно речной террасы, при увеличении площади и включении других элементов ландшафта возможно нахождение новых видов. Заметно меньшее богатство на террасе р. Лагерной (28 видов), несомненно, объясняется малым временем работы. Однако на ней были найдены *Lagotis glauca* и *Gasrolychnis affinis*, не встреченные на р. Студеной.

Еще меньше видов (18) было в среднем течении р. Голышева (на склонах плато и на террасе и в долине реки), что обусловлено экстремальностью среды на верхней денудационной равнине. В самой высокой части плато обычны только *Phippsia algida*, *Saxifraga cernua* и *S. hyperborea*, ближе к краю мы видели по одному экземпляру *Alopecurus alpinus* и *Stellaria edwardsii*. На нунатаке среди ледника Ленинградского сосудистых растений нет.

Большое число маловидовых (главным образом одновидовых) семейств и родов — причина того, что на разных геоморфологических поверхностях различается число не только видов, но и надвидовых таксонов, хотя и не столь значительно как на видовом уровне: на приморской равнине на севере острова отсутствуют 3, на юге в окрестностях бухты Солнечной — 7 родов, на древних речных террасах в среднем течении р. Студеной — 8 родов, а в обедненной флоре верхней денудационной равнины в районе среднего течения р. Голышева нет 4 семейств и 17 родов.

[10] В табл. 2 в список видов для этого района условно включены *Artemisia borealis*, *Ranunculus nivalis* и *Salix reptans*, собранные геологами в районе мыса Касаткина вблизи устья р. Студеной.

Географический анализ. За исключением очень редкого, найденного в небольшом числе экземпляров на южном берегу острова, полизонального вида *Eriophorum angustifolium*, остальные имеют зональный арктический (арктические и арктоальпийские в сумме) ареал (табл. 4). Арктических видов (43, или 63.2 %) почти вдвое больше, чем арктоальпийских (24, или 35.3 %). Примерно такое же соотношение этих групп видов отмечено для флоры о-ва Октябрьской Революции, архипелагов Земля Франца-Иосифа, Новой Земли, и даже флористически слабоизученных островов архипелага Де Лонга. Такая гомогенная по широтному составу структура флоры характерна только для зоны полярных пустынь. Даже в самой северной из подзон тундр доля полизональных видов выше, и единично встречаются даже гипоарктические виды.

Арктические виды преобладают в 4 наиболее богатых семействах (*Caryophyllaceae*, *Brassicaceae*, *Poaceae* и *Ranunculaceae*), арктоальпийские — только в *Saxifragaceae*.

Доля арктических видов во флорах приморской равнины и речных террас (рис. 2) примерно такая же, как во флоре всего острова: бухта Солнечная — 63.0 %, мыс Баранова — 60.0, реки Студеная и Лагерная — 59.2 %, и только в обедненной флоре верхней денудационной равнины арктические и арктоальпийские виды представлены почти поровну (табл. 4).

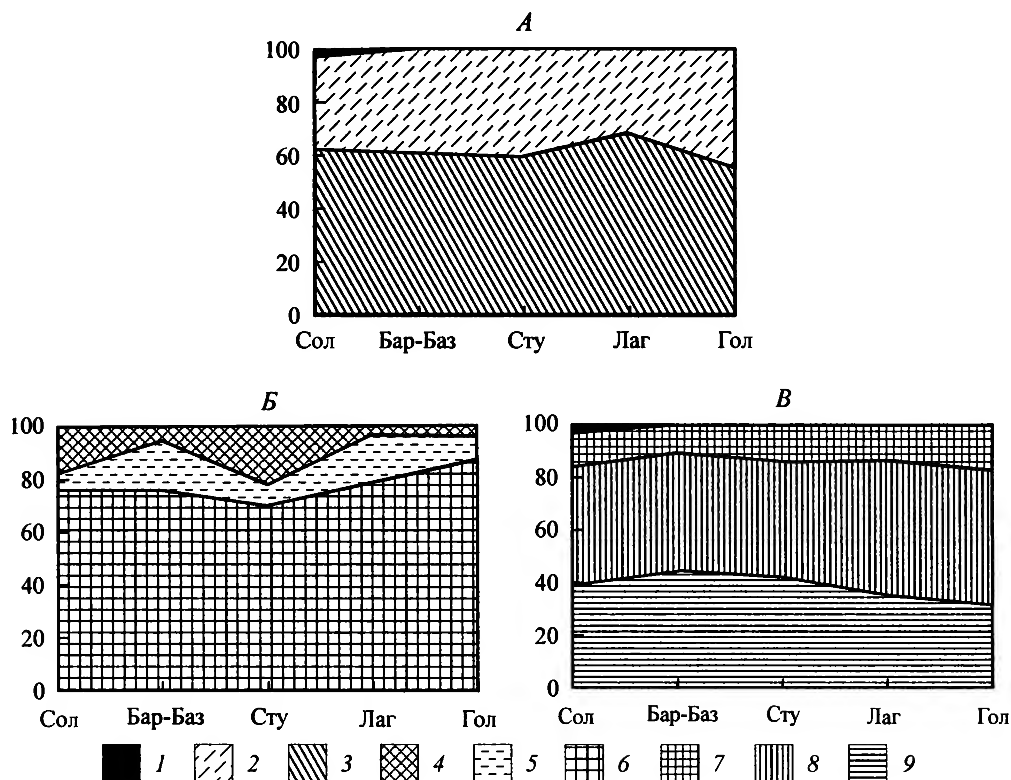


Рис. 2. Распределение видов по географическим (*А* — широтные, *Б* — долготные) элементам и ландшафтно-зональным группам (*В*) во флорах на разных геоморфологических поверхностях.

Сол — бухта Солнечная; Бар-Баз — мыс Баранова, р. Базовая; Сту — среднее течение р. Студеной; Лаг — среднее течение р. Лагерной; Гол — среднее течение р. Голышева. *1* — полизональный, *2* — арктоальпийский, *3* — арктический, *4* — азиатский, *5* — евразиатский, *6* — циркумполярный, *7* — гипераркт, *8* — эваркт, *9* — гемиаркт. По оси ординат — доля видов, %.

Не столь гомогенна, как можно было бы ожидать, флора острова по составу долготных элементов. Большинство видов (49, или 72.1 %) имеет циркумполярное распространение; видов с азиатским ареалом (включая сибирские) — 20.6 %, с евразиатским — 7.3 %. Циркумполярные и евразиатские виды объединяют 80 % всей флоры. Похожие соотношения выявлены для о-ва Октябрьской Революции, а во флорах архипелага Земля Франца-Иосифа, северной оконечности северного острова Новой Земли и небольших островов архипелага Де Лонга доля циркумполярных видов выше (соответственно 77.4, 80.4, 82.7 %).

На широтном градиенте в Таймыро-Североземельском секторе Российской Арктики доля циркумполярных видов постепенно нарастает (от примерно 40—50 % в тундрах Таймыра до 72 % в архипелаге Северная Земля), а видов с более узким ареалом сокращается (азиатских соответственно от 40—38 до 20 %, евразиатских — от 16—11 до 7 %).

Циркумполярные виды преобладают как в богатых, так и в маловидовых семействах и родах, а также в группе видов наиболее обильных и константных в растительных сообществах острова. Виды с более узким ареалом, включая и евразиатские, редки. Исключение представляют *Deschampsia borealis* (азиатский вид) — доминант в зональных сообществах на приморской равнине — и *Salix polaris* (евразиатский) — в сообществах дренированных и прогреваемых экотопов, как на приморской равнине, так и на речных террасах.

Пропорции циркумполярных, азиатских и евразиатских видов в южной и северной частях острова такие же, как и во флоре в целом. И только во флоре верхней денудационной равнины доля циркумполярных видов (89.5 %) значительно выше (табл. 4).

По соотношению широтных и долготных элементов флору о-ва Большевик можно отнести к типу высокоарктических (Толмачев, 1932) флор в пределах Восточно-Сибирской провинции Арктической флористической области (Юрцев и др., 1978).

Спектр ландшафтно-зональных групп флоры о-ва Большевик заметно отличается от флоры тундровой зоны Таймыра: даже по сравнению с соседней подзоной арктических тундр на острове вдвое больше эварктов, нет гипоарктов и бореальных видов и есть только 1 (1.4 %) полизональный (табл. 4).

Распределение видов с арктическим зональным распространением с учетом оптимума произрастания, особенно в зональных сообществах, следующее: гемиарктов — 49.3 %, эварктов — 39.1 и гипарктов — 10.2 %. Приблизительно в таких же пропорциях эти группы представлены во флоре о-ва Октябрьской Революции (соответственно 45.5, 42.4, 10.6 %). В более бедной флоре архипелага Земля Франца-Иосифа доля эварктов и гипарктов несколько выше (50.0 и 13.5 %), а гемиарктов ниже — (36.5 %). Число гипарктов, чей оптимум произрастания приходится как раз на зону полярных пустынь, одинаково низко во флорах всех сравниваемых высокоширотных территорий, но из-за различий в общем богатстве их доля в более бедных флорах чуть выше.

Соотношения ландшафтно-зональных групп на разных геоморфологических поверхностях сходны, несмотря на различия в богатстве видов (табл. 4).

Ж и з н е н н ы е   ф о р м ы. Во флоре острова почти абсолютно преобладают (64, или 94.1 %) травы, из них 63 поликарпические. По строению корневой системы среди них больше всего стержнекорневых (24, или 35.3 %), почти поровну коротко- (12, или 17.6 %) и длиннокорневищных (13, или 19.1 %) и плотнодерновинных (10, или 14.7 %), по 2 вида столонообразующих (самый частый вид на острове *Saxifraga cernua* и довольно редкий *S. platysepala*) и надземноползучих (очень редкие на

ТАБЛИЦА 5

Распределение числа видов по жизненным формам во флоре о-ва Большевик

Жизненная форма	Приморская равнина		Древняя речная терраса		Верхняя денудационная равнина	Весь остров
	бухта Солнечная	мыс Баранова, р. Базовая	среднее течение р. Студеной	среднее течение р. Лагерной	среднее течение р. Голышева	
Кустарники:						
гемипростратные						1
аэроксильные	—	—	1	—	—	3
Кустарнички:						
простратные аэроксильные	1	2	2	1	—	3
простратные геоксильные	1	1	1	1	1	1
Травы поликарпические:						
длиннокорневищные	12	9	6	4	2	13
короткокорневищные	9	10	9	6	7	12
стержнекорневые	16	23	20	13	6	23
плотнодерновинные	4	7	7	2	1	10
корнеотпрысковые		1	1	—	—	1
наземноползучие	2					2
столонообразующие	1	2	2	1	1	2
Травы монокарпические:						
стержнекорневые	—	1	—	—	—	1

юге острова *Puccinellia phryganodes* и *Ranunculus hyperboreus*) и 1 корнеотпрысковый (*Parrya nudicaulis*). Единственный представитель монокарпических трав *Cochlearia groenlandica* изредка встречается в районе залива Ахматовой. Только 4 вида относятся к деревянистым растениям: 1 кустарник (*Salix reptans*) и 3 кустарничка (*Dryas punctata*, *S. arctica*, *S. polaris*) (по мнению Т. Г. Дервиз-Соколовой (1966, 1982), этот вид в полярных пустынях имеет жизненную форму полутравы).

Процентное содержание стержнекорневых трав во флорах на разных геоморфологических поверхностях такое же, как и в объединенной флоре острова (табл. 5). Длиннокорневищных трав больше всего на юге приморской равнины. Из 12 известных для о-ва Большевик видов этой жизненной формы в окрестностях бухты Солнечной не найдена только *Stellaria crassipes*. В обедненной флоре среднего течения р. Голышева доля короткокорневищных видов вдвое выше, чем во флоре острова в целом и даже любого из его районов.

Встречаемость, обилие, активность. Детальный анализ распределения видов в ландшафтах острова в целом и по 3 геоморфологическим поверхностям планируется сделать в ближайшем будущем. Пока отметим только самые общие характеристики. Больше половины видов (40, или 58.8 %) можно считать редкими, при этом к категории встречаемости «очень редко» отнесены 25 видов. Только 13 видов можно считать обычными для всего острова, они почти поровну распределены по категориям встречаемости «часто» (7) и «очень часто» (6). И остальные 15 видов распространены спорадически. Только 12 видов имеют заметное обилие и являются доминантами хотя бы в одном типе сообщества: на приморской равнине в естественных сообществах — *Alopecurus alpinus*, *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica*, *Deschampsia borealis*, *Dupontia fisheri*, *Luzula confusa*, *Phippsia algida*, *Salix*

polaris, *Saxifraga cespitosa* и в зоогенно и антропогенно измененных — *S. cernua* и *Poa alpigena*; на древних речных террасах рек Студеной и Лагерной и щебнистых выходах на севере острова — *Dryas punctata* и *Poa abbreviata*. Еще 20 видов обычны в растительных сообществах, хотя и с невысоким обилием и покрытием (баллы «+» и 1 в геоботанических описаниях). Остальные 36 видов встречаются единичными особями. Жесткой корреляции между встречаемостью в ландшафтах острова и обилием в сообществах нет: виды с более или менее заметным обилием (баллы 2 и 3) относятся ко всем 5 категориям встречаемости, но все растущие единичными особями имеют низкую встречаемость (категории «редко» и «очень редко»).

Об активности видов мы можем говорить лишь для приморской равнины на юге острова, для верхней денудационной равнины в среднем течении р. Голышева и с некоторыми оговорками для террасы р. Студеной. В окрестностях бухты Солнечной к категории высокоактивных отнесены 6 видов: *Alopecurus alpinus*, *Cerastium regelii*, *Deschampsia borealis*, *Phippsia algida*, *Saxifraga cernua*, *Stellaria edwardsii*. Из них *Saxifraga cernua* имеет такую же высокую активность в двух остальных районах, а *Phippsia algida* и *Stellaria edwardsi* — на верхней денудационной равнине, где к этой категории отнесена еще и *Saxifraga hyperborea*. На террасе р. Студеной в эту группу входят *Cerastium beeringianum* s. l., *Papaver polare*, *Poa abbreviata*, *Saxifraga cespitosa*. Распределение по остальным категориям активности на приморской равнине в районе бухты Солнечной относительно выравнено (12 среднеактивных, 13 малоактивных и 15 неактивных видов), а на денудационной равнине и речной террасе заметно ограничено число неактивных видов (соответственно 7, 4, 2 и 14, 18, 7).

Заключение

Флора сосудистых растений о-ва Большевик, в которой выявлено 68 видов, относящихся к 15 семействам и 35 родам, по богатству и таксономической структуре сравнима с флорами крупных островов с хорошо развитым ландшафтом в зоне полярных пустынь. Величину около 60 видов, вероятно, можно считать типичной для региональных флор в ее пределах. Несмотря на высокое сходство по числу видов, флора каждого из сравниваемых островов не исчерпывает всего разнообразия видов сосудистых растений полярных пустынь. Даже на ближайшем о-ве Октябрьской Революции имеется 10 видов, не найденных на о-ве Большевик, на котором в свою очередь зарегистрированы 13 видов, отсутствующих на первом острове. Нет на острове и ряда видов, найденных на островах архипелага Земля Франца-Иосифа. Обобщение сведений о флоре сосудистых растений полярных пустынь в циркумполярном масштабе и их анализ — дело ближайшего будущего. Пока отметим, что по нашим предварительным данным, на о-ве Большевик найдено 85 % видов от известных для всего архипелага Северная Земля и около 65 % — всей зоны полярных пустынь, для которой сейчас известны 106 видов (Матвеева, Заноха, 2006). Как характерную особенность следует отметить высокий процент (до 86 %) видов в конкретной флоре относительно региональной.

По сравнению с более южными тундровыми районами флора сосудистых растений острова очень сильно обеднена. Оценивать изменения в богатстве, составе и структуре флоры о-ва Большевик наиболее логично, сравнивая ее с флорой Таймыра — ближайшей материковой территорией, естественным геологическим

продолжением которой является архипелаг Северная Земля. Именно в данном секторе Арктики непрерывный зонально-широтный градиент выражен наиболее полно, и для него имеется информация о флоре сосудистых растений для всех подзон тундр (Матвеева, 1998). Для сосудистых растений, богатство которых снижается на широтном градиенте начиная с середины тундровой зоны, зональная граница между тундрами и полярными пустынями является серьезным рубежом: на о-ве Большевик число видов вдвое меньше, чем в подзоне арктических тундр на Таймыре.

По сравнению с тундровой зоной Таймыра отмечено обеднение на всех уровнях таксономической иерархии, которое обусловлено как отсутствием ряда семейств и родов, так и снижением их видовой насыщенности. Уменьшение числа видов в семействах и родах относительно тундровой зоны во флоре острова происходит по-разному, что приводит к изменению состава и соотношения ведущих надвидовых таксонов. Эти трансформации во флоре на маргинальном отрезке зонально-широтного градиента подтверждают высказанный ранее тезис (Чернов, Матвеева, 1983; Матвеева, 1998) в отношении арктической флоры сосудистых растений, что обеднение флоры состоит не только и не столько в равномерном снижении общего видового богатства, сколько в выпадении одних таксонов при относительном процветании других. В этом проявляется определенная экологическая целостность крупных таксонов, что впервые было показано с привлечением данных по самым разным группам организмов в работах Ю. И. Чернова (1984, 1988).

Во флоре о-ва Большевик сосудистых растений примерно в 5 раз меньше, чем напочвенных лишайников (223 вида — Журбенко, Матвеева, 2006), вдвое — чем листостебельных мхов (120 видов — Афонина, Матвеева, 2003), на 18 видов больше, чем печеночников (51 вид — Потемкин, Матвеева, 2004). Такие величины таксономического богатства дают следующие пропорции между рассматриваемыми группами (сосудистые/мхи/печеночники/напочвенные лишайники): 1.2 : 2.3 : 1 : 5.2.

Почти абсолютно преобладают виды с зональным арктическим ареалом (арктические и арктоальпийские). Единственный полизональный вид *Eriophorum angustifolium* очень редок на юге острова. В этом заметное отличие от географической структуры флор споровых растений (мхов, печеночников и напочвенных лишайников), в которых видов с широким распространением в Голарктике и даже в южном полушарии в сумме около половины. При высокой гомогенности состава по широтному распределению, по долготной структуре при преобладании циркумполярных видов флора острова все же имеет черты азиатской флоры в отличие от споровых, которые в пределах Арктики имеют почти абсолютное циркумполярное распространение.

Гомогенна флора и по составу жизненных форм. Подавляющее большинство видов — это поликарпические травы, из которых больше всего стержнекорневых. Деревянистых растений всего 4: кустарник *Salix reptans* и кустарнички *Dryas punctata*, *Salix arctica*, *S. polaris*. Их присутствие на острове входит в некоторое противоречие с определением полярных пустынь как территории, на которой эта жизненная форма отсутствует (Александрова, 1983). Это же относится к редким находкам на юге о-ва Большевик единственного вида сфагновых мхов *Sphagnum subsecundum*, осоки *Carex stans* и пушицы *Eriophorum angustifolium*. На наш взгляд, единичное нахождение отдельных таксонов, в целом не свойственных зоне (в нашем случае — полярных пустынь) вблизи пределов их распространения (то, что образно называют «кружевом ареала»), не должно влиять

на пересмотр зональных границ. Названные виды, столь тривиальные в тундрах, в зоне полярных пустынь редки даже в ее южной полосе и отсутствуют в северной.

По таксономическому богатству и полноте выявления флора о-ва Большевик может считаться эталонной для южной полосы зоны полярных пустынь в циркумполярном масштабе.

Благодарности

Авторы выражают свою искреннюю признательность руководству Североземельской партии ЦАГРЭ (Норильск), А. Г. Листкову, В. А. Ишкову, А. Н. Островерхову, Ю. А. Страхову и многим другим геологам и рабочим партии, благодаря поддержке которых стало возможным проведение полевых исследований на о-ве Большевик. Мы благодарны коллеге по экспедиции О. Л. Макаровой (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва) за совместную работу и взаимный интерес, а также В. В. Петровскому и Н. Н. Цвелёву (БИН РАН, С.-Петербург) за помощь и консультации при определении критических таксонов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 00-04-49439, 02-04-48663 и 03-04-49400), Совета по поддержке ведущих научных школ (рук. — академик РАН Ю. И. Чернов) и программ президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России» и «Происхождение и эволюция биосферы».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 142 с.

Андреев М. П., Афонина О. М., Потемкин А. Д. Мохообразные и лишайники островов Комсомолец и Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 69—79.

Арктическая флора СССР. Л., 1960—1987. Т. 1—10.

Афонина О. М., Матвеева Н. В. Мхи острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 9. С. 1—24.

Большиянов Д. Ю., Макеев В. М. Архипелаг Северная Земля. Оледенение, история развития природной среды. СПб., 1995. 216 с.

Вехов Н. В., Кулиев А. Н. Обзор флоры архипелага Новая Земля // Тр. Морской Арктич. компл. экспедиции (Российский НИИ культурного и природного наследия Минкультуры РФ и РАН, Фонд полярных исследований). М., 1996. 25 с.

Дервиз-Соколова Т. Г. Анатомоморфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и *Salix phlebophylla* Anderss. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71. № 2. С. 28—38.

Дервиз-Соколова Т. Г. Морфология ив северо-востока СССР в связи с проблемами жизненной формы покрытосеменных растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1982. 53 с.

Журбенко М. П., Матвеева Н. В. Напочвенные лишайники острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 10. С. 1457—1484.

Короткевич Е. С. Растительность Северной Земли // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 5. С. 644—663.

Короткевич Е. С. Полярные пустыни. Л., 1972. 420 с.

Матвеева Н. В. Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскин) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 3—27.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики // Тр. Бот. ин-та РАН. Вып. 21. СПб., 1998. 220 с.

Матвеева Н. В. Растительность южной части острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Растительность России. 2006. № 8. С. 3—87.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений северо-западной части полуострова Таймыр // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 1—20.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений зоны полярных пустынь в циркумполярном масштабе // Устойчивость экосистем и проблема сохранения биоразнообразия на Севере. Матер. Междунар. конф. Кировск, 26—30 августа 2006 г. Т. 1. Кировск, 2006. С. 122—125.

Полозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978. С. 114—143.

Полозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений подзоны южных тундр на Таймыре // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. 1978.С. 122—134.

Потемкин А. Д., Матвеева Н. В. Печеночники острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 10. С. 1554—1572.

Самарский М. А., Соколова М. В., Журбенко М. П., Афонина О. М. О флоре и растительности острова Жохова (Новосибирские острова) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 4. С. 62—70.

Сафронова И. Н. Флора о. Октябрьской Революции // Тр. Аркт. и Антаркт. науч.-иссл. ин-та. 1981. Т. 367. С. 142—150.

Сафронова И. Н. О флоре острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 79—84.

Сафронова И. Н. Новые сведения о флоре и растительности о. Большевик (архипелаг Северная Земля) // Проблемы сохранения биоразнообразия в наземных и морских экосистемах Севера. Апатиты. 2001. С. 32—33.

Секретарева Н. А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 131 с.

Таймыро-Североземельская область (физико-географическая характеристика). Под ред. Р. К. Сиско. Л., 1970. 374 с.

Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра // Тр. Поляр. Комиссии АН СССР. 1932. № 8. С. 5—126.

Толмачев А. И. К флоре острова Беннета // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 4. С. 543—545.

Ходачек Е. А. Основные растительные сообщества западной части острова Октябрьской Революции (Северная Земля) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1628—1638.

Чернов Ю. И. Структура животного населения Субарктики. М., 1978. 167 с.

Чернов Ю. И. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами разных таксонов // Фауногенез и филоценогенез. М., 1984. С. 154—174.

Чернов Ю. И. Филогенетический уровень и географическое распространение таксонов // Зоол. журн. 1988. Т. 67. № 10. С. 1445—1458.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Таксономический состав арктической флоры и адаптации растений к условиям тундровой зоны // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 2. С. 187—200.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты // Усп. соврем. биол. 2002. Т. 122. № 1. С. 26—45.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Elven R., Elvebakk A. Part I. Vascular plants // A. Elvebakk, P. Prestrud (eds). A catalog of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria. Norsk Poearinst. Skr. 1996. Vol. 198. P. 9—55.

Mulligan G. A. Confusion in the names of three *Draba* species of the Arctic: *D. adamsii*, *D. oblongata* and *D. corymbosa* // Can. J. Bot. Vol. 52. N 4. 1974. P. 791—793.

SUMMARY

68 species of vascular plants belonging to 15 families and 35 genera are known for the Bolshevik Island (Severnaya Zemlya Archipelago). In its southern part, there are 9 species found for the first time on the island (*Calamagrostis holmii*, *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*, *Phippsia concinna*, *Pleuropogon sabinii*, *Puccinellia phryganodes*, *Ranunculus hyperboreus*, *Festuca brachyphylla*, *F. hyperborea*). Within the limits of the polar deserts zone, the flora of the island under study is commensurable by number of species that of Oktyabrskoi Revolutsii Island (65 species), being a somewhat richer than those of Frans-Josef Land (51), Cape Chelyuskin (57), the north of Novaya Zemlya (50) in the Russian Arctic, and of Ellef Ringnes Isl. (51) in the Canadian Arctic Archipelago, and noticeably richer than of islands of De Lopg Archipelago (Zhokhov — 21, Bennet — 20, in total — 31). In different areas of the island the richness of the flora varies from 18 to 47—55 species. In comparison with the tundra zone of Taimyr Peninsula, pauperization of the flora at all levels of taxonomical hierarchy is

caused by both absence of some families and genera, and decrease in their species saturation. As a result, on the island there is 2.5 times less species than in the northernmost subzone (the arctic tundras) of Taimyr as a whole and 1.5—2.0 times less than in any local flora within its limits. The flora is highly homogeneous in life forms (mainly herbs with only 4 woody plants: one shrub and 3 dwarf shrubs) as well as in latitudinal elements: except for the polyzonal species *Eriophorum angustifolium*, which occurs very rare in the south of the island, the others have zonal arctic (arctic and arctic-alpine species in sum) distribution. With obvious prevalence of circumpolar species (72.1 %), there are species with predominantly Asian (20.6 %) and Eurasian (7.3 %) distribution. The proportion of geographical elements testifies the vascular plants flora of Bolshevik Isl. as high arctic one within the East Siberian province of Arctic floristic region.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 + 581.9

© С. И. Генкал,[1] С. Ф. Комулайнен[2]

МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ *BACILLARIOPHYTA* ВОДОЕМОВ КАРЕЛИИ. IV. РЕКИ КАРЕЛЬСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ БЕЛОГО МОРЯ

S. I. GENKAL, S. F. KOMULAYNEN. MATERIALS TO THE FLORA OF *BACILLARIOPHYTA* OF THE KARELIAN WATERBODIES. IV. RIVERS OF THE KARELIAN WHITE SEA COAST

[1] Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузкий р-н, пос. Борок
E-mail: genkal@ibiw.yaroslavl/ru
[2] Институт биологии КНЦ РАН
185610 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Поступила 03.11.2006
Окончательный вариант получен 09.02.2007

Электронно-микроскопическое исследование материалов из 5 рек Карельского побережья Белого моря (Кереть, Поньгома, Пулоньга, Кузема, Летняя) выявило 107 представителей *Bacillariophyta.* Из них 47 видов, разновидностей и форм оказались новыми для флоры Карелии, при этом *Achnanthes saccula*, *Pinnularia subgibba*, *Tabellaria* cf. *binalis* var. *elliptica* — новыми для флоры России. Среди пеннатных и центрических диатомовых отмечены морские виды из родов *Brebissonia*, *Cyclotella*, *Grammatophora*, *Hyalodiscus*, *Paralia.*
Ключевые слова: *Bacillariophyta* фитопланктон, Карелия, Белое море.

Альгофлоре рек Карельского побережья Белого моря посвящено несколько публикаций. В работах гидробиологического плана приводятся наиболее часто встречающиеся виды водорослей или доминанты: *Aulacoseira italica*, *A. italica* subsp. *subarctica*, *A. islandica* subsp. *helvetica*, *A. ambigua*, *A. distans* var. *alpigena*, *Stephanodiscus astraea*, *Tabelaria fenestrata* var. *fenestrata*, *T. fenestrata* var. *intermedia*, *T. flocculosa*, *Diatoma elongata*, *Eunotia linaris*, *Ceratoneis arcus*, *Asterionella formosa* (Чекрыжева, 1985; Вислянская, 1998). По данным этих исследователей, диатомовые водоросли занимают в фитопланктоне ведущее место среди других отделов водорослей по видовому разнообразию 45—61 %, численности и биомассе 75—100 %. В фитоперифитоне ряда рек (Пулоньга, Кереть, Хлебная, Ундукса, Кузема и Поньгома) найдено 93 таксона, из них 45 видов и разновидностей *Bacillariophyta* (Комулайнен и др., 2005), при этом также отмечается, что видовое богатство альгофлоры определяют диатомовые водоросли.

Альгофлора 44 водных объектов Карелии (27 озер и 17 рек) описана в обобщающей работе Т. А. Чекрыжевой (1990), в которой приводится 203 таксона *Bacillariophyta*: 20 — *Centrophyceae*, 183 — *Pennatophyceae.* Электронно-микроскопические исследования фитопланктона ряда водоемов Карелии (Пертозеро, Кончезеро, р. Лижма и ее бассейн) позволили уточнить их видовой состав и выявить новые для флоры России виды (более 20) (Генкал, Иешко, 1997а, б; Генкал и др., 1998а, б; Генкал, Комулайнен, 2000). На сегодняшний день для водоемов Карелии с учетом более ранних исследований (Порецкий, 1927; Чернов, 1927а, б, 1951; Иешко, 1985, 1989, 1993; Иешко, Коваленко, 1990) и данных по Ладожскому и Онежскому озе-

рам (Растительный.., 1968; Растительный.., 1971; Давыдова, 1985) известно более 700 видов, разновидностей и форм *Bacillariophyta*.

Цель исследования — уточнение видового состава *Bacillariophyta* в мало изученных реках, впадающих в Белое море.

Материал и методика

Материалом для исследований послужили пробы перифитона, отобранные в июле—сентябре 2003 г. в реках Кереть (1 — верхнее, 2 — среднее, 3 — нижнее течение), Пулоньга, Поньгома, Кузема, Летняя в период летней межени с поверхности гравия, валунов, скал, со стеблей и листьев высших водных растений и водных мхов по стандартной методике (Комулайнен, 2003). Освобождение клеток от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975).

Результаты и их обсуждение

Всего было обнаружено 107 таксонов диатомовых водорослей, из них только 12 указывались для этих рек ранее: *Aulacoseira italica* var. *italica*, *A. italica* var. *subarctica*, *A. islandica*, *Melosira nummuloides*, *Tabellaria flocculosa*, *Synedra ulna*, *Achmananthes minutissima*, *Frustulia rhomboides*, *Cymbella gracilis*, *Didymosphenia geminate*, *Gomphonema aciminatum*, *G. parvulum* (Комулайнен и др., 2005). 47 видов, разновидностей и форм оказались новыми для флоры Карелии и России. Их краткие описания и микрофотографии приводятся ниже.

Achnanthes delicatula subsp. *engelbrechtii* (Cholnosky) Lange-Bertalot (табл. I, *1*). Створки 11.7 мкм дл., 4.7—5 мкм шир., штрихов 16—18 в 10 мкм.

A. helvetica (Hust.) Lange-Bertalot (табл. I, *2*). Створки 8.2—11 мкм дл., 5.3—5.8 мкм шир., штрихов 32—34 в 10 мкм.

Редкий для флоры России вид, найден в водоемах Арктики (Ланге-Берталот и др., 2002).

A. lacus-vulcani Lange-Bertalot et Krammer (табл. I, *3*). Створка 10 мкм дл., 4.4 мкм шир., штрихов 28 в 10 мкм.

Редкий для флоры России вид, единичная находка отмечена для оз. Хангар (Камчатка).

A. saccula Carter (табл. I, *4*, *5*). Створки 10—10.8 мкм дл., 4.1—4.4 мкм шир., штрихов 24—28 в 10 мкм.

Новый для флоры России, североальпийский вид (Krammer, Lange-Bertalot, 1991).

Achnanthes sp. 1 (табл. I, *6*). Створка 20 мкм дл., 12.7 мкм шир., штрихов 10 в 10 мкм.

Achnanthes sp. 2 (табл. I, *7*). Створка 15 мкм дл., 4.5 мкм шир., штрихов 12 в 10 мкм.

Actinella sp. (табл. I, *8*). Створка 56 мкм дл., штрихов 20 в 10 мкм.

Для водоемов России известно два представителя этого рода, которые относятся к редким пресноводным видам, из них *A. brasiliensis* Grun, отмечен в озерах и болотах Карелии (Определитель.., 1951).

Amphora sp. 1 (табл. I, *9*). Створки 24 мкм дл., 9 мкм шир., штрихов 17 в 10 мкм.

Amphora sp. 2 (табл. I, *10*). Створки 32 мкм дл., штрихов 18 в 10 мкм.

Anomoeoneis brachysira (Bréb.) Grun. (табл. I, *11*, *12*). Створки 18.1—19 мкм дл., 5—5.9 мкм шир., штрихов 28—30 в 10 мкм.

Aulacoseira subborealis (Nygard) Denys, Muylaert et Krammer (табл. I, *13*). Створки 8.8—12.7 мкм в диам., 3.1—3.6 мкм выс., рядов ареол 12—20 в 10 мкм, ареол в ряду 20—25 в 10 мкм.

Aulacoseira sp. (табл. II, *1*). Створка 8.2 мкм в диам., 3.5 мкм выс., рядов ареол 16 в 10 мкм.

A. valida (Grun.) Krammer (табл. II, *2*). Створка 11.4 мкм в диам., 13.6 мкм выс., рядов ареол 14 в 10 мкм, ареол в ряду 12 в 10 мкм.

Brebissonia sp. (табл. II, *3*). Створка 115 мкм дл., 23.5 мкм шир., штрихов 11 в 10 мкм.

Представители рода относятся к морским видам.

Caloneis sp. (табл. II, *4*). Створка 26.4 мкм дл., 5.7 мкм шир., штрихов 26 в 10 мкм.

Cacconeis stauroneiformis (W. Sm.) Okuno (табл. II, *5*, *6*). Створки 14.5—25 мкм дл., 9—17 мкм шир., штрихов 14—16 в 10 мкм.

Cymbella proxima Reimer (табл. II, *7*). Створки 50.6—60 мкм дл., 18.6—20 мкм шир., штрихов 9—10 в 10 мкм.

Cyclotella tripartita Håkans. (табл. II, *8*). Створки 11.3—14.5 мкм в диам., штрихов 14—18 в 10 мкм.

Cyclotella cf. *striata* (Kütz.) Grun. (табл. II, *9*). Створка 14 мкм в диам., штрихов 16 в 10 мкм.

Эстуарная форма, космополит.

Diploneis cf. *pseudovalis Hust.* (табл. II, *10*). Створка 35.5 мкм дл., 15.5 мкм шир., штрихов 9 в 10 мкм, ареол 20 в 10 мкм.

Встреченная створка отличается от диагноза *D. pseudovalis* по длине и ширине створки.

Eunotia diodon Ehr. (табл. II, *11*). Створка 55.5 мкм дл., 14.4 мкм шир., штрихов 13 в 10 мкм.

Eunotia sp. (табл. II, *12*). Створка 21 мкм дл., 2.8 мкм шир., штрихов 15 в 10 мкм.

E. serra var. *diadema* (Ehr.) Patrick (табл. III, *2*). Створка 44.3 мкм шир., штрихов 16 в 10 мкм.

Североальпийский вид, вероятно, космополит.

E. triodon Ehr. (табл. III, *1*). Створка 42.8 мкм дл., 18.6 мкм шир., штрихов 17 в 10 мкм.

Fragilaria exiqua Grun. (табл. III, *3*). Створка 13.6 мкм дл., 3.6 мкм шир., штрихов 22 в 10 мкм.

F. nanana Lange-Bertalot (табл. III, *4*). Створка 58 мкм дл., 2 мкм шир., штрихов 28 в 10 мкм.

F. pulchella (Ralfs) Lange-Bertalot (табл. III, *5*). Створки 117—120 мкм дл., 5.8 мкм шир., штрихов 22 в 10 мкм.

Geissleria decussis (Hust.) Lange-Bertalot et Metzeltin (табл. III, *6*). Створка 21 мкм дл., 8.6 мкм шир., штрихов 16 в 10 мкм.

Gomphonema clavatum Ehr. (табл. III, *7*). Створки 44.4—89 мкм дл., 7.7—11 мкм шир., штрихов 8—10 в 10 мкм.

Grammatophora sp. (табл. III, *8*). Створка 82 мкм дл., 7.7 мкм шир.
Представители рода относятся к морским видам.

Hyalodiscus scoticus (Kütz.) Grun. (табл. III, *9*, *10*). Створки 21.4—32.2 мкм в диам., рядов ареол 28 в 10 мкм.
Известен для Балтийского моря. (Козыренко, Макарова, 2002).

Navicula bottnica Grun. (табл. III, *11*). Створки 38.8—58.6 мкм дл., 11—12 мкм шир., штрихов 13—16 в 10 мкм.

N. reinhardtii Grun. (табл. III, *12*). Створка 45.5 мкм дл., 18.8 мкм шир., штрихов 8 в 10 мкм.

Navicula sp. 1 (табл. III, *13*). Створка 30 мкм дл., 6.2 мкм шир., штрихов 12 в 10 мкм, ареол 20 в 10 мкм.

Navicula sp. 2 (табл. III, *14*). Створка 23.5 мкм дл., 7.8 мкм шир., штрихов 20 в 10 мкм.

Naviculadicta cf. *subtulissima* (Cl.) Lange-Bertalot et Metzeltin (табл. IV, *1*). Створка 17.2 мкм дл., 4 мкм шир., штрихов 44 в 10 мкм. У найденной створки в отличие от *N. subtullissima* отмечено большее число штрихов в 10 мкм.

Paralia culcata (Ehr.) Cl. (табл. IV, *2*). Створки 20—47 мкм в диам.
Морской вид встречается, вероятно, почти повсеместно в морских бассейнах.

Peronia fibula (Bréb.) Ross. (табл. IV, *3*). Створка 16 мкм дл., 4.5 мкм шир., штрихов 16 в 10 мкм.
Редкий пресноводный вид. Известен для европейского Северо-Востока (Лосева и др., 2004).

Pinnularia lagerstedtii (Cl.) A. Cl. (табл. IV, *4*). Створка 24.2 мкм дл., 6.4 мкм шир., штрихов 10 в 10 мкм.
Редкий вид, известны находки в водоемах европейского Северо-Востока (Лосева и др., 2004).

P. subgibba Krammer (табл. IV, *5*). Створки 80—106 мкм дл., 13.3 мкм шир., штрихов 8—9 в 10 мкм.
Новый для флоры России, космополит.

Rhopalodia sp. (табл. IV, *6*). Створка 34 мкм дл., 6.4 мкм шир., ребер 20 в 10 мкм.

Semiorbis hemicyclus (Ehr.) Patrick (табл. IV, *7*). Створка 35.5 мкм дл., 5.5 мкм шир., штрихов 12 в 10 мкм.

Stauroneis legumen Ehr. (табл. IV, *8*). Створка 40 мкм дл., 7.3 мкм шир., штрихов 24 в 10 мкм.

Stenopterobia cf. *curvula* (W. Sm.) Krammer (табл. IV, *9—11*). Створка 118 мкм дл., фибул 6 в 10 мкм, ребер 30 в 10 мкм.
Створка, найденная в р. Кереть, отличается от *S. curvula* бо́льшим числом ребер в 10 мкм.

Stephanodiscus alpinus Hust. (табл. IV, *12*). Створка 17.8 мкм в диам., штрихов 9 в 10 мкм.

Tabellaria binalis (Ehr.) Grun. var. *binalis* (табл. IV, *13*). Створка 12 мкм дл., 3.8 мкм шир., штрихов 30 в 10 мкм.

Tabellaria cf. *buinalis* var. *elliptica* Flower (табл. IV, *14*). Створка 5.5 мкм дл., 3.8 мкм шир., штрихов 30 в 10 мкм.

Новый для флоры России таксон.

Выводы

Таким образом, в исследованных реках выявлено 47 видов, разновидностей и форм из 28 родов, новых для Карелии, в том числе редкие (*Achnanthes helvetica*, *A. lacus-vulcani*, *Peronia fibula*, *Pinnularia lagerstedtii*) и новые (*Achnanthes saccula*, *Pinnularia subgibba*, *Tabellaria* cf. *binalis* var. *elliptica*) для флоры России. Ряд таксонов 12 из 9 родов определен только до рода. Большинство обнаруженных таксонов относится к пресноводным видам, однако в материалах обнаружены морские представители из родов *Brebissonia, Cyclotella, Grammatophora*, *Hyalodiscus*, *Paralia*, что, вероятно, обусловлено случайным заносом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—91.

Вислянская И. Г. Притоки Белого моря. Фитопланктон // Современное состояние водных объектов Республики Карелия. Петрозаводск, 1998. С. 168—169.

Генкал С. И., *Иешко Т. А.* Материалы к флоре *Bacillarophyta* водоемов Карелии. Кончезеро. I. *Centrophyceae* // Альгология. 1998а. Т. 8. № 1. С. 11—13.

Генкал С. И., *Иешко Т. А.* Материалы к флоре *Bacillarophyta* водоемов Карелии. Кончезеро. II. *Pennatophyceae* // Альгология. 1998б. Т. 8. № 4. С. 394—399.

Генкал С. И., *Иешко Т. А.*, *Чекрыжева Т. А.* Материалы к флоре *Bacillariophyta* водоемов Карелии. Пертозеро. II. *Pennatophyceae* // Альгология. 1997а. Т. 7. № 4. С. 396—399.

Генкал С. И., *Иешко Т. А.*, *Чекрыжева Т. А.* Материалы к флоре *Bacillariophyta* водоемов Карелии. Пертозеро. I. *Centrophyceae* // Альгология. 1997б. Т. 7. № 3. С. 297—300.

Генкал С. И., *Комулайнен С. Ф.* Материалы к флоре *Bacillariophyta* водоемов Карелии (Россия). Бассейн реки Лижмы // Альгология. 2000. Т. 10. № 1. С. 63—66.

Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л., 1985. 244 с.

Иешко Т. А. Оценка сапробности оз. Пертозеро по фитопланктону // Проблемы водной токсикологии. Петрозаводск, 1985. С. 90—92.

Иешко Т. А. Фитопланктон оз. Пертозеро //Биологические ресурсы внутренних водоемов и их использование. Петрозаводск, 1989. С. 21—34.

Иешко Т. А. Фитопланктон оз. Кончезеро // Биологические ресурсы внутренних водоемов и их использование. Петрозаводск, 1993. С. 13—20.

Иешко Т. А., *Коваленко В. Н.* Продуктивность литорального фитопланктона оз. Пертозера // Биологические ресурсы внутренних водоемов и их использование. Петрозаводск, 1990. С. 12—18.

Козыренко Т. Ф., *Макарова И. В.* *Hyalodiscus* Ehr. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб., 2002. Т. 2. Вып. 3. С. 10—19.

Комулайнен С. Ф. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. Петрозаводск, 2003. 43 с.

Комулайнен С. Ф., *Круглова А. Н.*, *Барышев И. А.* Структура гидробиоценозов в некоторых реках Карельского побережья Белого моря // Матер. Междунар. конф. «Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря». Петрозаводск, 2005. С. 156—164.

Ланге-Берталот Х., *Генкал С. И.*, *Вехов Н. В.* Дополнения к флоре пресноводных *Bacillariophyta* Российской Арктики // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 5. С. 51—54.

Лосева Э. И., Стенина А. С., Марченко-Вагапова Т. И. Кадастр ископаемых и современных диатомовых водорослей европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2004. 160 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Диатомовые водоросли. М., 1951. Вып. 4. 619 с.

Порецкий В. С. Материалы к изучению обрастаний в водоемах Карелии // Тр. Бородин. биол. ст. 1927. Т. 5. С. 101—134.

Растительные ресурсы Ладожского озера // Отв. ред. С. В. Колесник. Изд. ЛГУ. Л., 1968. 232 с.

Растительный мир Онежского озера // Ред. М. М. Распопов. Л., 1971. 194 с.

Чекрыжева Т. А. Фитопланктон и оценка сапробности водоемов озерно-речных систем Карельского и Поморского побережий Белого моря // Исследование некоторых элементов экосистемы Белого моря и его бассейна: Опер.-информ. материалы. Петрозаводск, 1985. С. 37—40.

Чекрыжева Т. А. Видовой состав фитопланктона некоторых озер и рек Карелии // Препринт докл. засед. Учен. совет отд. вод. проблем, 30 апр. 1990 г. Петрозаводск, 1990. 39 с.

Чернов В. К. Материалы к познанию фитопланктона озер, расположенных в районе Бородинской биол. станции // Тр. Бородинской пресноводной биол. станции в Карелии. 1927а. Т. 5. С. 14—63.

Чернов В. К. Результаты гидробиологического обследования рек Сунны, Шуи, Лососинки и Косалмского протока // Тр. Бородинской пресноводной биол. станции в Карелии. 1927б. Т. 5. С. 190—204.

Чернов В. К. Водорослевые фитоценозы некоторых озер Карелии // Ученые записки ЛГУ. 1951. № 142. Вып. 29. С. 208—223.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 3 Teil: *Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1991. 576 S.

SUMMARY

Electron microscopy of material from 5 rivers of the Karelian coast of the White Sea (Keret', Pon'goma, Pulon'ga, Kuzema, Letnaya) revealed 107 members of *Bacillariophyta.* Among these, 47 species, varieties and forms proved new records for the flora of Karelia, and *Achnanthes saccula*, *Cocconeis stauroneiformis*, *Eunotia serra* var. *diadema*, *Pinnularia subgibba*, *Rhopalodia* cf. *gibba* var. *minuta*, *Tabellaria* cf. *binalis* var. *elliptica* are also new for the flora of Russia. Marine species of the genera *Brebissonia*, *Cyclotella*, *Grammatophora*, *Hialodiscus*, *Paralia* were recorded among pinnate and centric diatoms.

УДК 582.26 (234.83) Бот. журн., 2008 г., т. 93. № 3

© Ю. Н. Шабалина,[1] А. С. Стенина[2]

ВОДОРОСЛИ СЕМЕЙСТВА *FRAGILARIACEAE* (*BACILLARIOPHYTA*) В БАССЕЙНЕ РЕКИ ИЖМЫ (СРЕДНИЙ ТИМАН)

Yu. N. SHABALINA, A. S. STENINA. ALGAE OF THE *FRAGILARIACEAE* FAMILY (*BACILLARIOPHYTA*) IN THE IZHMA RIVER BASIN (MIDDLE TIMAN)

[1] Сыктывкарский государственный университет
167982 Сыктывкар, ул. Петрозаводская, 120
[2] Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
E-mail: stenina@ib.komisc.ru
Поступила 27.10.2006
Окончательный вариант получен 17.04. 2007

Приводятся первые данные о составе диатомовых сем. *Fragilariaceae* и их распространении в стоячих водоемах и водотоках бассейна р. Ижмы — притока Печоры. В систематическом списке представлено 58 видов вместе с разновидностями и формами (включая номенклатурный тип вида) с указанием их характеристик и максимального относительного обилия по типам водных объектов. Выявленные особенности видового богатства, состава семейства и соотношение эколого-географических групп определяются преимущественно гидрологическими и физико-химическими (pH, минерализация) условиями среды в конкретных водоемах.

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, *Fragilariaceae*, видовой состав, стоячие водоемы, водотоки, карст, бассейн р. Ижмы, Средний Тиман.

Виды сем. *Fragilariaceae* широко распространены в водных экосистемах различных географических зон. По количеству таксонов это семейство занимает второе место среди диатомовых в альгофлоре озер Большеземельской тундры (Гецен и др., 1994), малых рек Восточной Фенноскандии (Комулайнен, 2004), водоемов и водотоков Якутии (Комаренко, Васильева, 1975). Часто виды семейства, являясь доминантами и субдоминантами, играют значительную роль в формировании различных сообществ (Трифонова и др., 2001; Комулайнен, 2004; Харитонов, 2005, и др.). Они также образуют диатомовые илы, многие являются индикаторами кислотности, степени минерализации и загрязненности водной среды нестойкими органическими веществами. Несмотря на это, сем. *Fragilariaceae* в водоемах таежной зоны Республики Коми остается мало изученным. Имеющиеся сведения касаются в основном бассейнов рек Мезени и Вычегды (Стенина, 1983, 1997). По таежным водоемам бассейна р. Печоры имеются отрывочные сведения об отдельных видах семейства, а таксономические списки содержатся лишь в двух публикациях (Шубина, 1986; Стенина, 2004). В связи с этим целью работы было изучение видового состава сем. *Fragilariaceae* и анализ распространения его представителей в разнотипных водоемах таежной зоны в бассейне р. Ижмы — притоке р. Печоры, одной из крупнейших рек европейского Севера.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили пробы водорослей из р. Ижмы, ее притоков — рек Ухта, Чибью, Тобысь и Крохаль, трех ручьев, двух родников и одиннадцати стоячих водоемов (рис. 1; табл. 1). Среди последних изучены естественные водоемы: оз. Пионерское, озера Параськино № 1 и № 2, озеро на территории нефтеперерабатывающего завода (НПЗ), три болота, а также искусственные водоемы: водохранилище, водоемы в дачном массиве и на территории сажевого завода. В сапропелевом оз. Пионерском производится сбор лечебных грязей, водохранилище используется в рекреационных целях. Система карстовых «Параськиных озер» является водным памятником природы.

Район исследования расположен в центре Республики Коми на границе подзон средней и северной тайги среди отрогов Тиманского кряжа. Большинство исследованных водоемов и водотоков имеет характерный для Севера гидрокарбонатно-кальциевый состав поверхностных вод. Однако влияние Тиманского кряжа, сложенного карбонатными и соленосными породами, проявляется в значительных концентрациях ионов хлора и сульфатов (Хохлова, 2002). Последние выходят на первое место среди анионов в р. Ижме и одном из карстовых озер. Водоемы являются пресными, при этом сумма ионов (табл. 1) колеблется в значительных пределах: от 12.5 до 815.5 мг/дм^3. Это характерно для данного района, так как одни водные объекты испытывают влияние Тиманского кряжа, повышающего содержание солей, а другие мало минерализованы из-за питания атмосферными и болотными водами. Активная реакция водной среды разнообразна: от кислой до слабощелочной. Малое содержание минерального фосфора в воде (большей частью 0.002—0.007 мг/дм^3) — обычное явление для северных водоемов. Кремния больше в водотоках (Гердъёль — 16.0 мг/дм^3), чем в стоячих водоемах (1.0—3.0, реже 8.9 мг/дм^3). Концентрация железа выше в болотах и водоемах, испытывающих их влияние (до 340 мг/дм^3). В большинстве случаев его количество колеблется в пре-

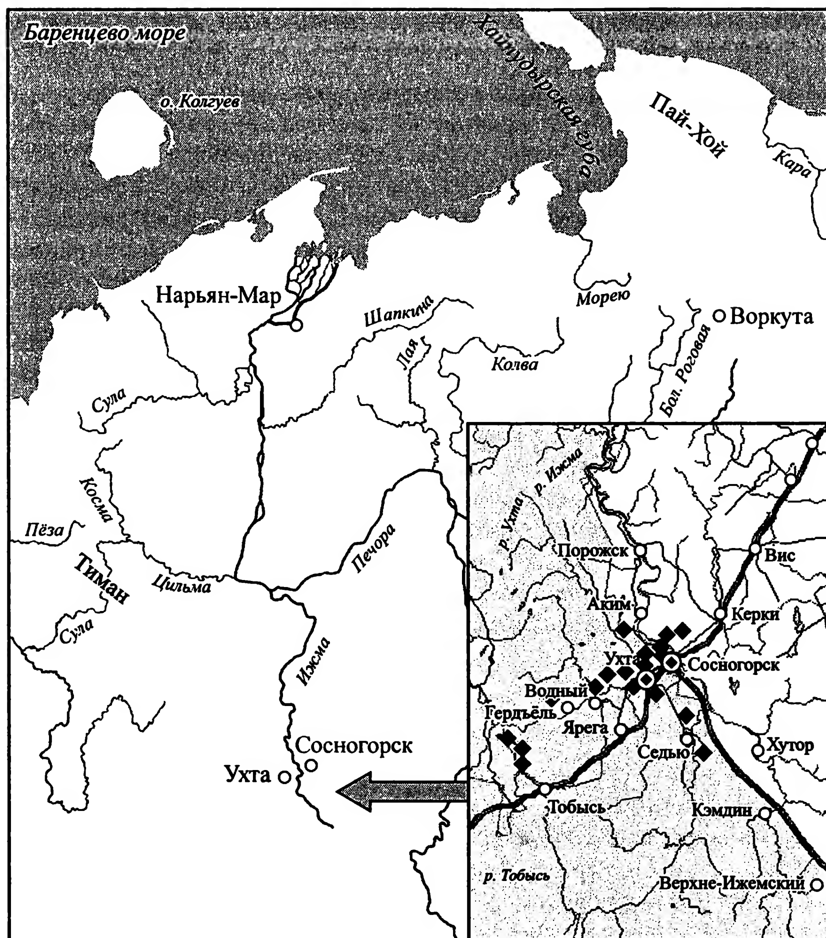


Рис. 1. Карта-схема расположения района исследования и точек сбора.

делах 31.3—97.0 мг/дм³, за исключением ручьев № 2 (3.9 мг/дм³) и Гердъёль, где оно отсутствует.

Качественные альгологические пробы фитопланктона, обрастаний макрофитов, камней, бревен и фитобентоса были отобраны в 1994, 1999, 2001—2002 гг. С. В. Вавиловой, М. Н. Заварзиной, О. А. Лоскутовой, Л. Г. Хохловой и в 2003—2004, 2006 гг. Ю. Н. Шабалиной. Одновременно были взяты пробы воды на химический анализ.

Освобождение створок от органики проводили путем сжигания материала в концентрированной серной кислоте. Диатомовые исследовали в препаратах с анилин-формальдегидной средой Эльяшева в микроскопе Биолар (увеличение ×1000). Микрофотографии выполнены авторами с помощью фотонасадки МФН-12, фотопленка «Микрат Изопан».

Для идентификации водорослей использовали отечественные и зарубежные определители (Определитель.., 1951; Patrick, Reimer, 1966; Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Генкал, 1992; Лосева, 2000, и др.). При составлении списка за основу принята система F. Round с соавт. (1990) с последними дополнениями (Kusber, Jahn, 2003, и др.). Характеристики видов заимствованы из литературы (Salden, 1978; Sládeček,

ТАБЛИЦА 1

Основные характеристики исследованных водных объектов в бассейне р. Ижмы

Водный объект	pH	Сумма ионов, мг/дм^3	Удельная электропроводность, мкС/см	Цветность, ° Pt-Co шкалы	ХПК, мг/дм^3	Местоположение
Параськино № 1	8.3	291.5	484.0	46	2.6	Бассейн р. Тобысь, 55 км южнее г. Ухты
Параськино № 2	6.6	12.5	20.7	74	7.9	То же
Пионерское	6.5	81.9	65.8	199	31.0	Окрестности г. Ухты
Озеро № 1*	8.2	488.3	641.0	44	46.2	Г. Ухта, НПЗ
Болото № 1*	7.6	195.9	Не измерено	28	20.3	Г. Сосногорск, у сажевого завода
Болото № 2	5.8	14.9	29.0	74	7.9	50 км от г. Ухты
Болото № 3	7.3	52.9	84.3	342	95.0	18 км от г. Ухты
Пруд	7.8	121.2	148.0	207	45.0	Окрестности г. Ухты, дачи
Водохранилище*	6.9	23.0	42.8	345	51.0	Вблизи пос. Ярега
Искусственный водоем*	8.2	815.5	Не измерено	8	16.4	Г. Сосногорск, сажевый завод
Р. Ижма	8.0	240.0	373.0	127	6.0	В районе газопровода
Р. Ухта*	7.3—8.0	284.3	390.0	82	29.4	Г. Ухта, ниже НПЗ
Р. Чибью	7.6	226.0	289.0	112	21.0	Окрестности г. Ухты
Р. Тобысь	8.0	240.0	335.0	130	5.1	55 км южнее Ухты
Р. Крохаль*	7.9	223.0	248.0	159	59.0	Окрестности пос. Водный
Ручей Гердъёль	6.9	146.0	203.1	18	26.3	Окрестности пос. Гердъёль
Ручей № 2	6.8	165.5	261.0	0	2.5	11 км от Ухты, выходы родников
Родник № 1	7.5	214.4	330.0	14	6.2	Окрестности г. Ухты
Родник № 2	7.7	137.3	179.0	55	0.2	Окрестности с. Усть-Ухты

Примечание. * — данные по гидрохимии предоставлены Л. Г. Хохловой.

1986; Whitmore, 1989; Лосева и др., 2004). Значение видов в сообществах определяли по относительному обилию (в %) путем подсчета 200 створок в препарате. Доминирующий комплекс включает доминанты и субдоминанты. Уровень сходства определяли, используя коэффициент Съеренсена—Чекановского ($К_{С—Ч}$) (Шмидт, 1984). Кластерный анализ проводили на основе программы STATISTICA 6.

Результаты и их обсуждение

В исследованных водных объектах сем. *Fragilariaceae* представлено 40 видами (58 с учетом разновидностей и форм) из 11 родов (табл. 2), часть из них проиллюстрирована оригинальными микрофотографиями (см. таблицу-вклейку). Большинство из них относится к роду *Fragilaria*, который обнаружен во всех типах водоемов, кроме родников. Самую высокую частоту встречаемости имели *F. ulna* (в 15), *F. danica*, *F. capucina* var. *acuta* и var. *mesolepta* (в 11 водных объектах). Две последние разновидности, *F. bidens* и *F. gracilis*, входят в доминирующие комплексы альгоценозов в искусственных водоемах, *F. delicatissima* var. *angustissima* — в озере на территории НПЗ, *F. acus* — в ручье Гердъёль, а *F. ulna* — в р. Тобысь.

Далее по количеству таксонов следуют роды *Diatoma* и *Pseudostaurosira*, представители которых не отличаются высокой встречаемостью по типам водных объектов. Виды рода *Diatoma* отмечены преимущественно в реках, из них высокое

ТАБЛИЦА 2

Представители сем. *Fragilariaceae* в бассейне р. Ижмы

Таксон	Синоним	Эколого-географическая характеристика						Обилие по типам водных объектов					
								ЕО	ИВ	БЛ	РК	РЧ	РД
Asterionella formosa Hass.	*Asterionella formosa* var. *gracillima* (Hantzsch) Grun.	p	i	al	o—β	m—e	c		+				
A. ralfsii W. Sm.*	*A. formosa* var. *ralfsii* (W. Sm.) Wolle	p	hb	ac	—	m	br			70.0			
Ctenophora pulchella (Ralfs ex Kütz.) Will. et Round	*Fragilaria pulchella* (Ralfs) L.-Bert., *Synedra pulchella* (Ralfs) Kütz.	e	mh	i	β—α	e	c	+			1.0		
Diatoma hyemalis (Roth) Heib.		be	i	i	x	ot	aa				+		
D. mesodon (Ehr.) Kütz.	*D. hiemale* var. *mesodon* (Ehr.) Kütz.	be	hb	al	x	ot	aa				+		+
D. tenuis Ag.	*D. tenue* var. *elongatum* Lyndb.	bp	hl	al	β	e	c	+			(5)		
D. vulgaris Bory var. *vulgaris*		be	i	al	β	e	c	+			(5)		
D. vulgaris var. *linearis* Grun.	*D. vulgaris* morphotyp *linearis*	be	i	al	β	e	c				(4)		
D. vulgaris var. *ovalis* (Fricke) Hust.	*D. vulgaris* morphotyp *ovalis*	be	i	al	β	e	br				+		
Fragilaria acus (Kütz.) L.-Bert.	*F. ulna* var. *acus* (Kütz.) L.-Bert., *S. acus* Kütz.	p	i	al	β—o	e	c	4.5		+	2.0	20.0	
F. amphicephala (Kütz.) L.-Bert.	*F. capucina* var. *amphicephala* (Kütz.) L.-Bert., *S. amphicephala* Kütz.	le	i	i	x	ot—m	c				+		
F. biceps (Kütz.) L.-Bert.	*S. ulna* var. *bicaps* (Kütz.) Schönf.	le	i	al	β	ot	c	1.0	+				
F. bidens Heib.*		pl	i	al	o	ot—e	c	5.0	50.0	+	5.0	7.0	
F. capucina Desm. var. *capucina*		pl	i	al	β	ot—e	c	2.0	+		13.0	+	
F. capucina var. *acuta* (Ehr.) Rabenh.*	*F. acuta* (Ehr.) Rabenh., *F. capucina* var. *acuminata* Grun.	l	hb	i	o—β	ot—m	c	+	76.5	1.5	18.0	1.5	
F. capucina var. *lanceolata* Grun.*		le	hl	al	o	ot	c		6.0		+		
F. capucina var. *mesolepta* Rabenh.		lp	i	al	o	e	c	11.5	33.5		3.5	3.0	
F. crotonensis Kitt.		p	hl	al	o—β	e	br	+		+			
F. danica (Kütz.) L.-Bert.	*F. ulna* var. *danica* (Kütz.) L.-Bert., *S. ulna* var. *danica* (Kütz.) Grun.	p	i	al	β—o	ot—e	c	1.0	+		+	+	
F. delicatissima var. *angustissima* (Grun.) L.-Bert.	*S. acus* var. *angustissima* Grun., *S. delicatissima* var. *angustissima* Grun.	p	i	al	o—β	m	c	30.0	+		8.0		
F. dilatata (Bréb.) L.-Bert.	*S. capitata* Ehr.	e	i	al	β	ot—e	c	1.0					
F. famelica (Kütz.) L.-Bert.*	*S. famelica* Kütz.	pl	i	i	β	e	aa	1.0	3.0	+	1.0		
F. familiaris (Kütz.) Hust.*	*S. rumpens* var. *scotica* Grun., *S. rumpens* var. *familiaris* (Kütz.) Grun.	le	hb	i	—	—	c	+	14.5				

F. fragilarioides (Grun.) Choln.*	*F. distans* (Grun.) Bukht., *S. rumpens* var. *fragilarioides* Grun.	el	i	al	o	e	c		+		2.0	+	
F. gracilis Oestr.	*F. capucina* var. *gracilis* (Oestr.) Hust.	el	i	i	β	ot—e	c	1.0	48.0		+	6.0	
F. minuscula (Grun.) Will. et Round*	*S. minuscula* Grun.	e	hl	i	o—β	ot—m	c	5.0			3.0		
F. nanana L.-Bert.*	*S. nana* Meist.	e	hb	i	o	ot	aa	1.0					
F. radians (Kütz.) Will. et Round	*F. capucina* var. *radians* (Kütz.) L.-Bert., *S. acus* var. *radians* (Kütz.) Hust.	p	i	al	o—β	e	c	3.5			+	+	
F. rumpens (Kütz.) Carlson	*F. capucina* var. *rumpens* (Kütz.) L.-Bert. ex Bukht., *S. rumpens* Kütz. var. *rumpens*	el	i	al	o—β	ot—e	c	4.0	+		6.5	3.0	
F. tenera (W. Sm.) L.-Bert.*	*S. tenera* W. Sm.	l	hb	al	o	ot	aa	2.0		+			
F. ulna (Nitzsch) L.-Bert. var. *ulna*	*Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère, *S. ulna* (Nitzsch) Ehr. var. *ulna*	el	i	al	o—α	e	c	+	+	1.5	35.5	10.0	
Synedra (*Fragilaria*) *ulna* var. *aequalis* (Kütz.) Grun.		el	i	al	β	m	c		+			+	
F. ulna var. *amphirhynchus* (Ehr.) Grun.	*S. ulna* var. *amphirchynchus* (Ehr.) Grun.	el	i	al	β	m—e	c	+		+		+	
F. ulna var. *oxyrhynchus* (Kütz.) L.-Bert.	*S. ulna* var. *oxyrhynchus* (Kütz.) V. H.	el	i	al	β—α	e	c				+		
F. vaucheriae (Kütz.) B. Peters. var. *vaucheriae*	*F. capucina* var. *vaucheriae* (Kütz.) L.-Bert.	le	i	al	β—α	e	c	2.0	+	13.5	3.5	8.7	
F. vaucheriae var. *capitellata* (Grun.) Ross*	*F. capucina* var. *capitellata* (Grun.) L.-Bert.	le	i	al	—	e	c	2.0				+	
Fragilariforma bicapitata (A. Meyer) Will. et Round*	*Fragilaria bicapitata* A. Meyer	l	hb	al	o	ot—e	br				1.0	2.0	
F. constricta (Ehr.) Will. et Round*	*F. constricta* Ehr.	l	hb	ac	x	ot—d	aa		2.0				
F. virescens (Ralfs) Will. et Round var. *virescens*	*F. virescens* Ralfs var. *virescens*	le	i	i	o	ot	aa	2.0					
F. virescens var. *elliptica* (Hust.) Aboal*	*F. virescens* var. *elliptica* Hust.	le	i	i	β	m	aa	4.6			+		
Martyana martyi (Hérib.) Round	*F. nartyi* (Hérib.) L.-Bert., *F. leptostauron* var. *martyi* (Hérib.) L.-Bert., *Opephora martyi* Hérib., *Staurosirella martyi* (Hérib.) Morales et Manoylov	eb	i	al	o—β	m—e	br	+			+		
Meridion circulare (Grév.) Ag. var. *circulare*		pel	hb	al	x—β	o—e	c	+	+	+	(5)	(6)	(3)
M. circulare var. *constrictum* (Ralfs) V. H.	*M. constrictum* Ralfs	pel	hb	i	x—o	ot—m	c				+		
Pseudostaurosira binodis (Ehr.) Edlund	*Fragilaria construens* var. *binodis* (Ehr.) Grun.	le	i	al	β	m	c	6.0			+		
P. brevistriata (Grun.) Will. et Round var. *brevistriata*	*F. brevistriata* Grun. var. *brevistriata*	le	i	al	o	e—h	c	55.0		+			
P. brevistriata var. *elliptica* (Hérib.) Kingston*	*F. brevistriata* var. *elliptica* Hérib.	le	i	al	o	ot—e	c	+					

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксон	Синоним	Эколого-географическая характеристика						Обилие по типам водных объектов					
								ЕО	ИВ	БЛ	РК	РЧ	РД
Fragilaria (*Pseudostaurosira*) *brevistriata* var. *subcapitata* Grun.*		le	i	i	—	ot—e	c	29.0	+				
P. parasitica (W. Sm.) Morales var. *parasitica*	*F. parasitica* (W. Sm.) Grun., *S. parasitica* (W. Sm.) Hust. var. *parasitica*	e	i	al	β—α	m—e	c		3.0				
P. parasitica var. *subconstricta* (Grun.) Morales	*F. parasitica* var. *subconstricta* Grun., *S. parasitica* var. *subconstricta* Grun.	e	i	al	β—α	m—e	c	2.0			+		
Staurosira contruens (Ehr.) Will. et Round	*F. construens* (Ehr.) Grun. var. *construens*	le	i	al	β	e	c	19.0			+		
S. subsalina (Hust.) L.-Bert.	*Staurosira construens* var. *subsalina* (Hust.) Andr., Stoerm. et Kreis, *F. subsalina* (Grun.) L.-Bert., *F. construens* var. *subsalina* Hust.	le	hl	al	—	m—e	c	1.7				+	
S. venter (Ehr.) Cl. et Möll.	*F. venter* Ehr., *F. construens* var. *venter* (Ehr.) Grun.	le	i	al	β	m—e	c	29.0	+	6.5	10.0	+	
Staurosirella leptostauron (Ehr.) Will. et Round var. *leptostauron*	*F. leptostauron* (Ehr.) Hust. var. *leptostauron*	el	hb	al	o—β	ot—m	br	+			+	+	
S. leptostauron var. *dubia* (Grun.) Edlund*	*F. leptostauron* var. *dubia* Grun.	l	hb	al	—	—	br				+		
S. pinnata (Ehr.) Will. et Round var. *pinnata*	*F. pinnata* Ehr. var. *pinnata*	l	hl	al	β	m—h	c	29.0	+	7.5	(3)	6.0	
S. pinnata var. *lancettula* (Schum.) Siver et Hamilton*	*F. pinnata* var. *lancettula* (Schum.) Hust.	l	hl	al	o	e	c	+	+		+	+	
Fragilaria (*Staurosirella*) *pinnata* var. *pinnata* f. *ventriculosa* Schum.*	*F. pinnata* var. *pinnata* f. *ventriculosa* (Schum.) A. Cl.	l	i	al	o—β	—	c	+					
Tabularia tabulata (Ag.) Snoeijs	*Synedra tabulata* (Ag.) Kütz.	el	mh	al	α	e	c			2.0			
Всего таксонов								41	24	15	38	22	2

Примечание. Здесь и в табл. 3. * — редкий таксон, e — эпифитный, l — литоральный, p — планктонный, b — бентосный, el, le, lp, pl, pel — таксоны двух, трех местообитаний.

hb — галофоб, hl — галофил, mh — мезагалоб, al — алкалифил, ac — ацидофил, i — индифферент.

x — ксеносапроб, o — олигосапроб, β — бетамезосапроб, α — альфамезосапроб.

d — индикатор дистрофных, ot — олиготрофных, m — мезотрофных, e — эвтрофных, h — гиперэвтрофных вод.

aa — аркто-альпийский, br — бореальный, c — космополит; «—» — нет данных.

ЕО — естественные озера, ИВ — искусственные водоемы, БЛ — болота, РК — реки, РЧ — ручьи, РД — родники; цифры указывают максимальное относительное обилие, «+» — менее 1 %, в скобках — обилие в баллах.

обилие (табл. 2) имеют *Diatoma tenuis* (р. Ижма), *D. vulgaris* var. *vulgaris* и var. *linearis* (реки Ижма, Ухта). Встречаются они также в водоемах, связанных с реками во время половодья (Параськины озера, старица), и в одном из родников. Род *Pseudostaurosira* более разнообразен в естественных озерах. Обилие *P. brevistriata* (вместе с разновидностью) в них выше (табл. 2), чем в реках, болоте № 3 и искусственном водоеме.

Из рода *Staurosirella* лишь *S. pinnata* обнаружен во всех водных объектах, кроме родников. Обилие этого вида высоко в литоральных сообществах карстового оз. Параськино № 1. Вид *S. leptostauron* был найден только в водотоках и старице, куда его створки попадают из р. Ижмы при паводке, хотя он считается характерным для стоячих вод (Водоросли-индикаторы.., 2000). В целом большинство представителей рода *Staurosirella* имели низкое относительное обилие (менее 1 %). Род *Fragilariforma* в исследованном районе представлен слабо, его виды найдены лишь в одном-двух водоемах. Исключение составляет *F. bicapitata*, отмеченный с низким обилием в пяти водотоках и старице. В болотах и родниках виды данного рода отсутствуют.

Остальные роды семейства включали по 1—3 таксона. Из них широко распространен вид *Staurosira venter*, не найденный лишь в родниках. При этом *S. venter* и *S. construens* входят в состав доминирующих комплексов оз. Пионерское (фитобентос и эпифитон), а первый вид и оз. Параськино № 1 (фитобентос). *Asterionella formosa* найден с обилием «нередко» лишь в водохранилище и вытекающем из него ручье, хотя он обычен в стоячих водоемах, откуда попадает и в водотоки (Диатомовые.., 1974; Káwečka, 1981; Комулайнен, 2004; Стенина, 2004). *A. ralfsii* был отмечен только в болоте № 2, где доминировал во всех сообществах. *Meridion circulare* встречен во всех водотоках, кроме ручья Гердъёль, с наибольшим обилием — в р. Ухте и ручье № 2. В стоячих водоемах его обилие небольшое. Разновидность *M. circulare* var. *constrictum* найдена в реках Ижма и Ухта. Единичные створки *Martyana martyi* обнаружены в реках, старице и одном из карстовых озер, *Tabularia tabulata* — в болоте № 3, *Ctenophora pulchella* — в р. Ижме и старице.

Экологический анализ показал, что основную часть сем. *Fragilariaceae* во всех водных объектах, кроме родников, составляют эпифитно-литоральные виды (табл. 3), которые могут обитать как в обрастаниях различных субстратов, так и на дне прибрежной зоны. Их высокое обилие в фитобентосе неглубоких водоемов или в литоральных сообществах глубоких озер является особенностью этого семейства (Лепская, 2000), некоторые виды способны прикрепляться к субстрату (Определитель.., 1951; Schmidt et al., 2004). Поэтому в стоячих водоемах с водной растительностью условия для их развития более благоприятны по сравнению с водотоками. Типично литоральные виды находятся на втором месте и представлены одинаково в водоемах и водотоках. В составе этих двух групп много диатомовых, имеющих большое обилие (табл. 2). Планктонных и литорально-планктонных видов значительно меньше, но некоторые из них входят в доминирующие комплексы. Эпифитные виды немногочисленны и малообильны.

По отношению к солености воды в составе семейства преобладают индифферентные виды, многие из них являются доминантами или субдоминантами (табл. 3), что характерно для пресных водоемов. Второе место занимают галофобы, достигающие высокого обилия лишь в отдельных водоемах с низкой минерализацией. Галофилов почти в 2 раза меньше, среди них только *Staurosirella pinnata* и *Diatoma tenuis* иногда выделяются по обилию; мезогалобы единичны.

Большинство выявленных представителей *Fragilariaceae* — алкалифилы, что соответствует преимущественно слабощелочной и щелочной реакции среды в изу-

ТАБЛИЦА 3

Соотношение эколого-географических групп представителей сем. *Fragilariaceae* в водоемах и водотоках бассейна р. Ижмы

Группа таксонов	Водоемы		Водотоки		Всего	
	число	%	число	%	число	%
По местообитанию						
le, el	22	46	17	40	24	42
l	6	12	5	12	8	14
e	6	12	3	7	6	10
lp, pl	4	8	4	10	4	7
p	7	14	4	10	7	12
bp	1	2	1	2	1	2
be	2	4	6	14	6	10
pel	1	2	2	5	2	3
По галобности						
i	32	66	28	67	37	64
hb	8	16	7	17	12	21
hl	7	14	6	14	7	12
mh	2	4	1	2	2	3
По отношению к pH						
i	10	20	9	21	13	22
ac	2	4	0	0	2	3
al	37	76	33	79	43	75

Группа таксонов	Водоемы		Водотоки		Всего	
	число	%	число	%	число	%
По трофности						
o, o—d	6	12	3	7	8	14
o—m, o—e	12	24	12	29	15	26
m, m—e, e	27	57	25	60	30	52
m—h, e—h	2	4	1	2	2	4
Неизвестна	2	4	1	2	3	5
По сапробности						
x, o, x—o	11	22	10	23	16	28
x—β, o—α	2	4	2	4	2	4
o—β, β—o	11	23	9	22	11	19
β	14	30	14	34	16	27
β—α	4	8	4	10	5	9
α	1	2	0	0	1	2
Неизвестна	5	10	3	7	6	10
Географические группы						
c	39	80	33	78	43	74
aa	6	13	4	10	8	14
br	4	8	5	12	7	12

ченных водоемах. Значительно меньше видов, индифферентных по отношению к pH. Виды этих двух групп и образуют в основном доминирующие комплексы. Ацидофилов всего два, и найдены они лишь в стоячих водоемах, при этом только один вид — с высоким обилием.

Виды-индикаторы повышенного содержания легко окисляющихся органических веществ (β, β—α, α—β) составляют 38 % состава семейства. Преобладание среди них бетамезосапробов (табл. 3) может свидетельствовать об умеренном загрязнении вод в бассейне р. Ижмы, несмотря на наличие антропогенного влияния. Некоторые виды этой группы занимают заметное место в сообществах — *Fragilaria capucina*, *F. rumpens*, *F. vaucheriae* и др., их развитию способствуют щелочная среда и высокое содержание растворенного органического углерода (Schmidt et al., 2004). Число видов-индикаторов чистых вод (x, x—o, o—x, o), а также индифферентных к фактору загрязнения (o—β, o—α, β—o, x—β) отличается незначительно. Суммарно они составляют половину выявленного состава семейства. К этим группам относится ряд видов доминирующих комплексов (табл. 2). Индикаторами мезо- и эвтрофных условий в водоемах являются более половины представителей семейства (табл. 3), небольшая часть приходится на виды олиготрофных и дистрофных вод, а также на виды, одинаково хорошо развивающиеся в различных условиях: от олиго- до эвтрофных.

Большинство обнаруженных диатомовых — космополиты (табл. 3), к ним относятся почти все доминанты и субдоминанты. Аркто-альпийских видов немного, все они, кроме *Fragilariforma virescens*, являются редкими и не играют большой роли в сообществах. Почти столько же бореальных видов, половина из них с невысоким

обилием найдена лишь в водотоках (табл. 2). К числу редких и ограниченно распространенных относится 19 представителей семейства (табл. 2). Однако их статус нуждается в уточнении. Наибольшее число редких видов найдено в карстовом оз. Параськино № 1.

Две основные группы водных объектов — водотоки и стоячие водоемы — по количеству таксонов рангом ниже рода отличаются мало (49 и 42 соответственно). Общими для них являются 33 таксона. Исключительно в водотоках найдено 9 видов с разновидностями. Большинство из них, например *Diatoma hyemalis*, *D. mesodon*, *D. vulgaris* var. *linearis*, *Meridion circulare* var. *constrictum*, характерны для реофильных условий. Только в стоячих водоемах отмечено 16 представителей семейства (табл. 2).

Сравнение видового состава показывает значительное сходство стоячих водоемов и водотоков ($К_{С-Ч}$ 0.73). Наиболее сходны с последними старица, связанная с рекой, и пруд, образованный на участке ручья (табл. 4). Выше среднего сходство между теми водными объектами, в которых семейство представлено наиболее разнообразно. При кластерном анализе состава семейства (рис. 2) водоемы с наибольшим числом видов — озера Параськино № 1 и Пионерское — выделились в отдельную группу. Два кластера включают реки, ручьи, а также стоячие водоемы, испытывающие влияние водотоков (старицу р. Ижмы и пруд). Причем наиболее крупные реки Ижма, Ухта, Тобысь и старица отделяются от остальных водных объектов. Группу с низким разнообразием составляют родники, болота, оз. Параськино № 2, к ним примыкают антропогенно измененные водоемы и ручей Гердъёль.

Среди водотоков разнообразие семейства выше в реках (9 родов, 38 таксонов рангом ниже рода), чем в ручьях (5 родов, 22 таксона) и родниках (2 рода, 2 вида). При этом состав видов в реках и ручьях довольно близок (0.60). В целом водотоки более сходны между собой по составу сем. *Fragilariaceae* (табл. 4), чем стоячие водоемы. Это связано, скорее всего, со значительной однородностью физико-химических свойств их водной среды.

Группа стоячих водоемов более разнородна. Разнообразие представителей семейства в естественных озерах заметно выше как на уровне родов, так и таксонов рангом ниже рода (9 и 41 соответственно), чем в искусственных водоемах (7 и 24) и особенно болотах (7 и 15). По составу естественные озера наполовину сходны с искусственными водоемами (0.56), но те и другие отличаются от болот (0.34—0.35), что объясняется спецификой условий в последних. Среди естественных озер значения коэффициента сходства изменяются в пределах от 0.10 до 0.60. Незначительное сходство озер Пионерское и Параськино № 2 может быть обусловлено не только разницей в минерализации воды, но и в содержании железа и аммонийного азота. В первом озере их концентрация последних значительно выше (390 и 0.47 мг/дм^3) по сравнению со вторым (47.0 и 0.04 мг/дм^3 соответственно). Более половины общих видов (табл. 4) имеют искусственные водоемы, расположенные на территориях заводов.

Малое число и обилие представителей семейства в болотах и оз. Параськино № 2 обусловлены, по-видимому, неблагоприятными факторами: низкой минерализацией, кислой реакцией среды и высокой цветностью. Для водоемов бассейна р. Вычегды с низкими значениями pH и для болот других районов также отмечаются низкое разнообразие и обилие видов семейства или их отсутствие (Штина и др., 1981; Стенина, 1983; DeNicola, 2000; Егорова и др., 2003; Куликовский, 2006). Известно, что большинство представителей семейства приспособлено к обитанию в околонейтральной или слабощелочной среде и среди них мало видов-галофобов

ТАБЛИЦА 4

Сходство состава сем. *Fragilariaceae* в водных объектах бассейна Ижмы (над диагональю — число общих видов, под диагональю — коэффициенты сходства Съеренсена—Чекановского, выделены значения более 0.50)

Водный объект	Ижма	Ухта	Чибью	Тобысь	Крохаль	Гердъёль	Ручей № 1	Ручей № 2	Родник № 1	Родник № 2	Параськино № 1	Параськино № 2	Старица	Пионерское	Озеро № 1	Болото № 1	Болото № 2	Болото № 3	Пруд	Водохранилище	Искусственный водоем
Ижма	—	16	12	15	8	6	11	15	1	2	18	3	15	9	6	1	5	8	11	5	5
Ухта	**0.68**	—	6	10	3	2	5	8	1	2	8	2	10	2	1	1	4	4	4	1	1
Чибью	**0.56**	0.40	—	10	9	3	10	10	1	1	11	2	9	4	4	1	5	5	7	3	3
Тобысь	**0.58**	0.51	**0.57**	—	8	3	8	11	1	2	14	3	13	6	5	1	5	7	7	3	5
Крохаль	0.41	0.23	**0.86**	**0.52**	—	2	5	5	1	1	8	2	7	3	4	1	3	4	6	1	3
Гердъёль	0.33	0.17	0.32	0.21	0.27	—	4	4	0	0	4	0	3	2	2	1	2	2	2	1	2
Ручей № 1	**0.52**	0.34	**0.80**	0.47	0.48	0.44	—	10	1	1	9	0	6	3	4	1	5	5	7	2	3
Ручей № 2	**0.63**	0.46	0.70	**0.55**	0.37	0.33	**0.65**	—	1	1	14	1	11	9	4	1	5	7	8	3	5
Родник № 1	0.06	0.11	0.10	0.09	0.20	0	0.15	0.11	—	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0
Родник № 2	0.13	0.21	0.13	0.17	0.18	0	0.14	0.10	**0.67**	—	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0
Параськино № 1	**0.56**	0.31	0.47	0.50	0.37	0.20	0.39	0.54	0.06	0.06	—	4	14	15	6	1	9	9	11	4	5
Параськино № 2	0.18	0.19	0.24	0.23	0.31	0	0	0.09	0	0	0.21	—	3	1	0	0	1	3	1	0	1
Старица	**0.63**	0.57	**0.58**	**0.65**	**0.52**	0.25	0.40	0.61	0.11	0.10	**0.54**	0.27	—	6	3	1	5	8	6	3	4
Пионерское	0.38	0.12	0.27	0.31	0.23	0.17	0.21	**0.51**	0	0	**0.59**	0.10	0.34	—	3	0	0	4	5	2	4
Озеро № 1	0	0.08	0.40	0.34	0.50	0.31	0.42	0.32	0	0	0.29	0	0.24	0.25	—	1	1	2	4	1	4
Болото № 1	0.32	0.34	0.14	0.09	0.20	0.29	0.15	0.11	0	0	0.06	0	0.11	0	0.25	—	1	1	1	0	0
Болото № 2	0.27	0.33	0.50	0.34	0.38	0.31	**0.53**	0.40	0.25	0.22	0.29	0.18	0.40	0	0.14	0.25	—	4	3	1	0
Болото № 3	0.38	0.28	0.40	0.41	0.38	0.25	0.42	0.47	0.15	0.14	0.39	0.38	**0.53**	0.30	0.24	0.18	0.42	—	4	4	2
Пруд	0.50	0.26	**0.52**	0.39	**0.52**	0.20	**0.54**	0.50	0.13	0.13	0.46	0.11	0.38	0.32	0.38	0.13	0.29	0.31	—	2	2
Водохранилище	0.26	0.08	0.29	0.20	0.12	0.14	0.20	0.25	0	0	0.19	0	0.23	0.16	0.13	0	0.13	0.44	0.18	—	1
Искусственный водоем	0.38	0.08	0.30	0.34	0.38	0.31	0.32	0.40	0	0	0.24	0.18	0.32	0.33	**0.57**	0	0	0.24	0.19	0.13	—

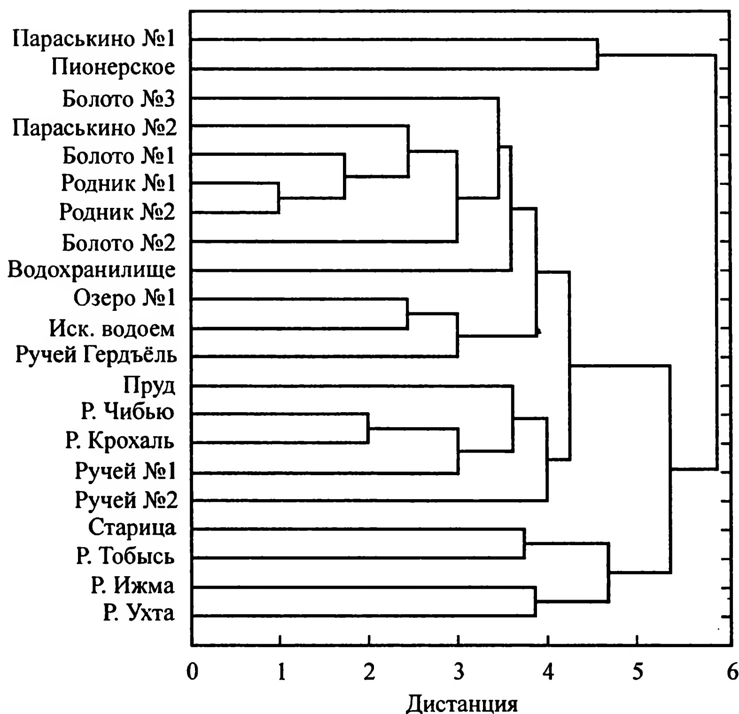


Рис. 2. Дендрограмма сходства состава сем. *Fragilariaceae* в водных объектах бассейна р. Ижмы.

(Patrick, Reimer, 1966; Whitmore, 1989). В водоемах на территории промышленных предприятий развитию водорослей могут препятствовать такие факторы, как высокая минерализация в искусственном водоеме и содержание загрязняющих веществ в озере № 1 (нефтепродуктов — 0.6 мг/дм^3, фенолов — 4.5, марганца — 198 мг/дм^3), превышающие предельно допустимые концентрации.

Выявленный состав сем. *Fragilariaceae* в водных объектах бассейна р. Ижмы сопоставим с таковым в других регионах. Например, в европейской части России для наиболее изученных водохранилищ бассейна Волги приводится 73 таксона (Корнева, Генкал, 2000), для водоемов Челябинской обл. — 60 таксонов (Ярушина и др., 2004). Несколько меньшее разнообразие отмечено в бассейне территориально близкой р. Вятки Кировской обл. — 33 таксона (Штина, 1997) и в водоемах Пензенской обл. — 26 таксонов (Куликовский, 2006), что, возможно, связано с меньшим разнообразием местообитаний водорослей.

Исследованные водоемы и водотоки Среднего Тимана в основном сходны по составу семейства с другими водными объектами таежной зоны (Штина, 1997; Комулайнен, 2004). Среди выявленных нами таксонов большинство является широко распространенными и многочисленными представителями семейства (Определитель.., 1951). Исключение составляет род *Hannaea*, хотя его представители достигают значительного обилия в территориально близких р. Печоре и ее уральских притоках (Еникеева, 1983; Стенина, 2004, 2005). Отсутствие данного рода в исследованных и других водных объектах отрогов Тимана (Стенина, Заварзина, 2002) объясняется, скорее всего, относительно высокой минерализацией воды —

до 400—600 мг/дм^3 (Власова, 1988), низкими значениями pH в отдельных водоемах, а также приуроченностью этих водорослей к условиям быстрого течения с высокой насыщенностью воды кислородом. Последний фактор важен и для редко встречающихся в исследованных водоемах *Diatoma hyemalis* и *D. mesodon*. Единичные находки алкалифильных мезогалобов (*Ctenophora pulchella*, *Tabularia tabulata*) обусловлены возможным заносом клеток из минерализованных источников, распространенных в районе, или из техногенных водоемов, в которых они находят оптимальные условия для развития.

Низкая частота встречаемости *Asterionella ralfsii* объясняется несоответствием между биологией данного вида и преобладающими в регионе природными условиями. Он обнаруживается большей частью и в других ацидных гумифицированных водоемах с низким содержанием солей (Генкал, Куликовский, 2003) вследствие своей ацидофильности и галофобности. Весьма ограниченное распространение *A. formosa* может быть связано с тем, что этот вид предпочитает мезотрофные и эвтрофные водоемы со щелочной средой (Káwečka, 1981; Köster et al., 2005). В подобных водоемах вид достигает высокой численности (Трифонова, 1979; Поповская и др., 2002). *A. formosa* положительно реагирует на добавки биогенных веществ, при этом особенно важно соотношение общего азота и фосфора, а именно высокая доля первого. Однако в планктоне высокоэвтрофных озер, каким является, например, оз. Неро Ярославской обл., *A. formosa* не занимает ведущих позиций (Ляшенко, 1991). Следует заметить, что водохранилище, в котором найдена *A. formosa*, отличается от остальных водоемов более высоким содержанием аммонийного и нитратного азота (в сумме 3.53 мг/дм^3), фосфатов (0.029 мг/дм^3), железа (1.8 мг/дм^3) и органических веществ (бихроматная окисляемость 51.0 мг/дм^3). Отрицательно влиять на развитие вида может повышенная минерализация воды, особенно в периоды зимней межени. Недостаточно высокое содержание биогенных веществ является ограничивающим фактором также для *Fragilaria crotonensis*, *F. ulna* var. *oxyrhynchus*, *Martyana martyi*, *Diatoma vulgaris* var. *ovalis* и некоторых других диатомовых. Роды *Actinella* и *Oxyneis* не найдены, возможно, из-за отсутствия подходящих для них условий.

Полученные результаты свидетельствуют о высоком разнообразии и сходстве состава сем. *Fragilariaceae* в стоячих водоемах и водотоках бассейна р. Ижмы. Во всех типах водных объектов, кроме родников, наиболее многочисленным является род *Fragilaria*. Представители семейства преобладают в водоемах с минерализацией от 50 до 300 мг/дм^3 и околонейтральной реакцией водной среды. Преобладают индифферентные, алкалифильные виды, бетамезосапробы. Заметных различий в соотношении эколого-географических групп между стоячими и текучими водоемами не выявлено. Отличие заключается в несколько большей доле арктоальпийскуих видов, галофилов с мезогалобами и ацидофилов в стоячих водоемах. В водотоках, напротив, выше доля бореальных видов и индикаторов средней степени загрязнения при равном соотношении индикаторов галобности и отсутствии ацидофилов. Ведущие виды в основном типичны для таежной зоны. Отличительной особенностью является отсутствие *Hannaea arcus*, ограниченное распространение *Asterionella formosa* и других видов-индикаторов эвтрофных вод. Основными лимитирующими факторами распространения и развития семейства являются наблюдающиеся в отдельных водных объектах низкие значения pH, минерализации, электропроводности, концентрации соединений биогенных элементов и наличие загрязняющих веществ.

Благодарности

Авторы выражают благодарность С. В. Вавиловой, М. Н. Заварзиной, О. А. Лоскутовой, Л. Г. Хохловой за сбор части проб и сотрудникам аккредитованной Экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ за проведение химического анализа воды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Власова Т. А. Гидрохимия главных рек Коми АССР. Сыктывкар, 1988. 152 с.

Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды. Часть I. Баринова С. С. Методические аспекты анализа биологического разнообразия водорослей. Часть II. Баринова С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. Экологические и географические характеристики водорослей-индикаторов. М., 2000. 150 с.

Генкал С. И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб., 1992. 127 с.

Генкал С. И., Куликовский М. С. Asterionella ralfsii (*Bacillariophyta*): морфология, экология и распространение // Бот. журн. 2003. Т. 88, № 10. С. 100—103.

Гецен М. В., Стенина А. С., Патова Е. Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург, 1994. 148 с.

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Л., 1974. Т. 1. 403 с.

Егорова К. С., Посвятенко А. В., Синюшин А. А., Харлампиева Д. Д. Водоросли ила Шараповского болота // Флора и фауна Западного Подмосковья. М., 2003. Вып. 2. С. 5—13.

Еникеева Т. В. К оценке сапробности р. Печоры по фитопланктону // Водоемы бассейнов Печоры и Вычегды. Сыктывкар, 1983. С. 5—9.

Комаренко Л. Е., Васильева И. И. Диатомовые и синезеленые водоросли водоемов Якутии. М., 1975. 142 с.

Комулайнен С. Ф. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 2004. 182 с.

Корнева Л. Г., Генкал С. И. Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона волжских водохранилищ // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль, 2000. С. 5—112.

Куликовский М. С. Сравнительный анализ флор диатомовых водорослей разнотипных биотопов Пензенской области // Экология пресноводных экосистем и состояние здоровья населения: Сб. статей молодых ученых. Оренбург, 2006. С. 44—63.

Лепская Е. В. Разнообразие факультативных планктонных диатомовых семейства *Fragilariophyceae* Greville в озерах Камчатки и острова Беринга // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. регион. науч. конф. Петропавловск-Камчатский, 2000. С. 56—57.

Лосева Э. И. Атлас пресноводных плейстоценовых диатомей европейского Северо-Востока. СПб., 2000. 211 с.

Лосева Э. И., Стенина А. С., Марченко-Вагапова Т. И. Кадастр ископаемых и современных диатомовых водорослей европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2004. 156 с.

Ляшенко О. А. Фитопланктон оз. Неро // Современное состояние экосистемы оз. Неро. Рыбинск, 1991. С. 10—32.

Определитель пресноводных водорослей СССР / Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С. М., 1951. Вып. 4. 620 с.

Поповская Г. И., Генкал С. И., Лихошвай Е. В. Диатомовые водоросли планктона озера Байкал. Новосибирск, 2002. 168 с.

Стенина А. С. Диатомовые водоросли Озельских озер (бассейн Вычегды) // Водоемы бассейнов Печоры и Вычегды. Сыктывкар, 1983. С. 88—94.

Стенина А. С. Диатомовые водоросли в водных экосистемах бассейна р. Мезень как показатели эвтрофных условий среды // Трансформация экосистем Севера в зоне интенсивной заготовки древесины. Сыктывкар, 1997. С. 118—126.

Стенина А. С. Диатомовые водоросли в двух уральских притоках реки Печоры // Сиб. экол. журн. 2004. № 6. С. 849—858.

Стенина А. С. Первые сведения о составе диатомовых водорослей в водотоках бассейна верхней Печоры (Печоро-Илычский заповедник) // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2005. Вып. 14. С. 237—242.

Стенина А. С., Заварзина М. Н. Видовой состав диатомовых водорослей в эпилитоне ручья на территории нефтеперерабатывающего завода // Вестн. Ин-та биол. Коми НЦ УрО РАН. 2002. № 8. С. 24—26.

Трифонова И. С. Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка. Л., 1979. 168 с.

Трифонова И. С., Афанасьева А. Л., Павлова О. А. Видовой состав и биомасса фитопланктона Ладожского озера и реки Невы // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 11. С. 10—20.

Харитонов В. Г. Представители семейства *Fragilariaceae* (*Bacillariophyceae*) в водоемах Берингии // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 11. С. 1693—1711.

Хохлова Л. Г. Особенности формирования химического состава воды в водотоках, расположенных в зоне трассы газопровода // Вестн. Ин-та биол. Коми НЦ УрО РАН. 2002. № 11 (61). С. 8—11.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Штина Э. А. Флора водорослей бассейна реки Вятки. Киров, 1997. 96 с.

Штина Э. А., Антипина Г. С., Козловская Л. С. Альгофлора болот Карелии и ее динамика. Л., 1981. 269 с.

Шубина В. Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л., 1986. 158 с.

Ярушина М. И., Танаева Г. В., Еремкина Т. В. Флора водорослей водоемов Челябинской области. Екатеринбург, 2004. 307 с.

DeNicola D. M. A review of diatoms found in highly acidic environments // Hydrobiologia. 2000. Vol. 433. P. 111—122.

Káwečka B. Sessile algae in European mountain streams. 2. Taxonomy and autecology // Acta Hydrobiol. 1981. Vol. 23. N 1. P. 17—46.

Köster D., Pienitz R., Wolfe B. B., Sylvia B. Paleolimnological assessment of human-induced impacts on Walden Pond (Massachusetts, USA) using diatoms and stable isotopes // Aquatic Ecosystem Health & Management. 2005. Vol. 8. N 2. P. 117—131.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart; Jena, 1991. Bd 2/3. 563 S.

Kusber W.-H., Jahn R. Annotated list of diatom names by Horst Lange-Bertalot and coworkers [Electronic resource]. 2003. Version 3.0 [http://www.algaterra.org/Names_Version3_0.pdf].

Patrick R., Reimer Ch. W. The diatoms of the United States (exclusive of Alaska and Hawaii). Philadelphia, 1966. Vol. 1. 688 p. (Monogr. Acad. Natur. Sci. N 13).

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge, 1990. 747 p.

Salden N. Beiträge zur ökologie der Diatomeen (*Bacillariophyceae*) des Süßwassers // Decheniana. 1978. Bd 22. 238 S.

Schmidt R., Kamenik Ch., Lange-Bertalot H., Klee R. Fragilaria and *Staurosira* (*Bacillariophyceae*) from sediment surfaces of 40 lakes in the Austrian Alps in relation to environmental variables, and their potential for paleoclimatology // J. Limnolody. 2004. Vol. 63. N 2. P. 171—189.

Sládeček V. Diatoms as indicators of organic pollution // Acta Hydrochim. Hydrobiol. 1986. Vol. 14. N 5. P. 555—566.

Whitmore T. J. Florida diatom assemblages as indicators of trophic state and pH // Limnol. Oceanogr. 1989. Vol. 34. N 5. P. 882—895.

SUMMARY

The paper contains information on the *Fragilariaceae* family in the waterbodies of the Izhma River basin. The list comprises 58 taxa of 11 genera. Ecological and geographical analyses of their composition are geven. A significant similarity of diatoms in lenthic waterbodies and streams has been revealed. Distribution and abundance of the family members in lakes, bogs, rivers, streams, springs, and artificial reservoirs are different and depend on hydrological features and physical-chemical peculiarities of waters.

УДК 582.34 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 3

© Г. В. Железнова, Т. П. Шубина

ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ ОСТРОВА ВАЙГАЧ

G. V. ZHELEZNOVA, T. P. SHUBINA. THE MOSSES OF VAIGACH ISLAND

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Республика Коми, Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28
Факс 8(8212)42-0-63
E-mail: zheleznova@ib.komisc.ru; tshubina@ib.komisc.ru
Поступила 18.09.2006
Окончательный вариант получен 26.06.2007

Приведены сведения о находках 168 видов и подвидов из 80 родов и 24 семейств листостебельных мхов в окрестностях оз. Пайхато и в устье р. Красная на юго-западе о-ва Вайгач, из которых 108 указываются впервые. Таксономическая структура флоры мохообразных о-ва Вайгач характерна для островных арктических бриофлор. Ядро флоры составляют арктогорный (61 вид), бореальный (59), гипоарктогорный (21) и горный (20) элементы.
Ключевые слова: флора, листостебельные мхи, арктические тундры, о-в Вайгач.

Шельфовый о-в Вайгач (3.4 тыс. км^2) имеет пологохолмистый рельеф с высотами до 160 м над ур. м., расположен в области материковой отмели на границе Баренцева и Карского морей. Растительность изученной части острова представлена кустарниковыми ивняковыми (*Salix myrsinites*, *S. lanata*, *S. reptans*), кустарничковыми (*Dryas octopetala*, *Salix polaris*), осоковыми, луговинными тундрами, а также болотистыми комплексами (Железнова и др., 1996) в пределах южной полосы арктических тундр (Александрова, 1977, 1980).

Представленный список листостебельных мхов составлен на основании результатов обработки сборов мохообразных, выполненных Г. В. Железновой в период с 7 июля по 19 августа 1978 г. на юго-западе о-ва Вайгач в окрестностях оз. Пайхато (69°45′—48′ с. ш. и 59°45′—50′ в. д.) и в устье р. Красная (69°42′ с. ш. и 59°55′ в. д.). Гербарий хранится в Институте биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (SYKO). Проведенное исследование позволило дополнить сведения о распространении мохообразных на Вайгаче, опубликованные во «Флоре споровых растений» (Абрамова и др., 1954) и «Определителе листостебельных мхов Арктики» (Абрамова и др., 1961). На исследованной территории нами выявлено 168 видов и внутривидовых таксонов листостебельных мхов из 80 родов и 24 семейств. Нами не обнаружено 24 таксона, указанных в литературных источниках, возможно произрастающих в других частях о-ва Вайгач или пропущенных при сборах: *Andreaea rupestris*, *A. papillosa*, *Didymodon asperifolius* (*Barbula asperifolia*), *D. icmadophilus* (*B. icmadophila*), *Bartramia ithyphylla*, *Bryum argenteum*, *B. callophyllum*, *B. cryophilum*, *Drepanocladus arcticus* (*Campylium zemliae)*, *Conostomum tetragonum*, *Dicranella crispa* (*Anisothecium crispum*), *Dicranum brevifolium* (*D. muehlenbeckii* var. *brevifolium*), *Hennediella heimii* var. *arctica* (*Pottia heimii* var. *obtusifolia*), *Kiaeria glacialis*, *Oncophorus virens*, *Plagiomnium cuspidatum* (*Mnium cuspidatum*), *Pleurozium schreberi*, *Racomitrium canescens*, *Sphagnum contortum*, *Stegonia latifolia*, *Tetraplodon paradoxus*, *Timmia norvegica*, *Tortula hoppeana* (*Desmatodon latifolius*), *T. mucronifolia.*

В предлагаемом ниже списке виды расположены по алфавиту. Названия видов листостебельных мхов приводятся в основном согласно «Флоре мхов средней части Европейской России» (Игнатов, Игнатова, 2003, 2004). Названия сосудистых растений даются по сводке С. К. Черепанова (1995). Приводятся краткие географическая и экологическая характеристики видов, сведения о месте сбора (оз. Пайхато

(П), устье р. Красная (К)), встречаемости и местообитаниях вида, для некоторых видов приводятся синонимы. Встречаемость каждого вида на территории юго-западной части острова оценивалась по следующей шкале: вид встречается очень часто (собрано более 21 образца), часто (20—11 образцов), редко (10—4 образцов) и единично (3 и менее образцов). Новые для острова виды отмечены звездочкой.

**Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch. — горный ксеромезофит. К, П, редко. В травяно-моховых, дриадовых тундрах на каменистой почве, на кочках.

**Amblystegium serpens* (Hedw.) B. S. G. — бореальный мезофит. П, К, редко. В ивняковых осоково-моховых тундрах, на почве и между буграми; в дриадовой тундре, на каменистой почве; в моховых тундрах; по склону берегового обрыва, на месте долгого лежания снега.

Aplodon wormskioldii (Hornem.) R. Br. (*Haplodon wormskjoldii* (Hornem.) R. Br.) — гипоарктический мезофит. К, П, единично. В осочнике моховом с разнотравьем, на небольших кочках; в ивняке травяно-моховом с дриадой, на буграх.

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr. — бореальный гигрофит. К, П, редко. На плоскобугристых болотах; в травяно-моховых, кустарничково-лишайниково-моховых тундрах; в ивняковых моховых, дриадовых тундрах, на буграх и в понижениях.

A. turgidum (Wahlenb.) Schwaegr. — арктогорный мезофит. К, П, редко. В ивняковых, кустарничково-моховых травяно-моховых и дриадовых моховых тундрах, на каменистой почве, на буграх; по склону горы Шапка, между камнями.

**Brachythecium albicans* (Hedw.) B. S. G. — бореальный мезоксерофит. К, П, редко. В ивняковых травяно-моховых тундрах с пятнами голого грунта; в лишайниковых и каменистых дриадовых тундрах; на нивальной луговине у склона горы Шапка, на камнях.

**B. campestre* (Muell. Hall.) B. S. G. — бореальный мезофит. К, П, единично. В ивняковых травяно-моховых тундрах.

B. cirrosum (Schwaegr.) Schimp. (*Cirriphyllum cirrosum* (Schwaegr.) Schimp.) — арктогорный мезогигрофит. П, редко. В травяно-моховых, кустарничково-моховых тундрах.

**B. erythrorrhizon* B. S. G. — горный мезофит. П, единично. По склону горы Шапка, между камней и в разнотравно-лишайниковой тундре.

**B. glareosum* (Bruch ex Spruce) B. S. G. — неморальный ксеромезофит. П, единично. В осоково-моховой тундре.

**B. mildeanum* (Schimp.) Schimp. in Milde — бореальный мезогигрофит. К, П, часто. В ивняковых (*Salix myrsinites*) моховых, травяно-моховых, с дриадой тундрах, на буграх и в понижениях, в кустарничково-лишайниково-моховых с отдельными ивами тундрах; на пушицево-осоковом болоте, в воде; у берега на месте долгого лежания снега.

**B. salebrosum* (Web. et Mohr) B. S. G. — бореальный мезофит. К, П, единично. В ивняковых травяно-моховых тундрах, на буграх и между буграми; дриадово-разнотравно-моховых тундрах.

**B. tommasinii* (Sendtn. ex Boulay) Ignatov et Huttunen (*Cirriphyllum tommasinii* (Boul.) Grout) — неморальный евразиатский мезофит. П, единично. В ивняковой осоково-моховой тундре.

B. turgidum (Hartm.) Kindb. — арктогорный гигрофит. К, П, часто. В ивняковых (*Salix myrsinites*, *S. lanata*), травяно-моховых тундрах; в дриадовых каменистых, с обломками доломита, моховых, лишайниково-, травяно-, моховых и кочкарных тундрах; по склону горы Шапка, между камнями.

**Breidleria pratensis* (J. Koch ex Spruce) Loeske (*Hypnum pratense* W. Koch ex Spruce) — бореальный гигромезофит. К, П, часто. В моховых, ивняковых (*Salix glauca*, *S. myrsinites*) травяно-моховых, луговинных, кустарничково-каменистых, лишайниково-моховых тундрах; на пушицево-осоковом болоте.

**Bryoerythrophyllum recurvirostrum* (Hedw.) Chen — горный мезофит. К, П, редко. В кустарничковой дриадовой, ивняковой травяно-моховой и каменистой тундрах; в устье ручья, у камней; по склону горы Шапка, на мелкоземе в расщелинах камней, у снежника.

**Bryum neodamense* Itzigs. — арктогорный гигрофит. П, единично. В осоково-моховой с мелкими ивами тундре, в понижениях.

B. pseudotriquetrum (Hedw.) Gaertn. Mey. et Schreb. — бореальный гигрогидрофит и гидрофит. К, П, редко. В русле ручья, на мелководье между камнями; в дриадовой, травяно-моховой, ивняковой моховой тундрах.

**B. wrightii* Sull. et Lesq. — гипоарктический гигрофит. П, единично. На месте бывшей стоянки оленеводов.

**Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb. — бореальный гигрофит. К, П, редко. В осоково-моховых с разнотравьем тундрах.

**C. giganteum* (Schimp.) Kindb. — бореальный гидрофит. К, П, часто. В осоковых моховых, ивняковых (*Salix myrsinites*) травяно-моховых, дриадово-моховой тундрах, на буграх и на кочках.

C. richardsonii (Mitt.) Kindb. — гипоарктогорный гидрофит. П, редко. В осоково-, травяно-, кустарничково-моховых тундрах, в понижениях и в воде.

**Calliergonella lindbergii* (Mitt.) Hedenaes (*Hypnum lindbergii* Mitt.) — бореальный гигрофит. П, редко. В ивняковых (*Salix myrsinites*, *S. reptans*), травяно-моховых тундрах, на пятнах с дриадой и кочках.

Campylium stellatum (Hedw.) C. Jens. — гипоарктогорный гигрофит. К, П, часто. В ивняковых (*Salix myrsinites*, *S. lanata*) и травяно-моховых тундрах, в дриадовых травяно-моховых каменистых тундрах, на незадернованных участках; на пушицево-осоковом болоте.

**C. stellatum* (Hedw.) C. Jens. var. *protensum* (Brid.) C. Jens. (*C. protensum* (Brid.) Kindb.) — арктический мезофит. П, редко. В кустарничковых лишайниково-моховых и осоковых моховых тундрах, на кочках.

Catoscopium nigritum (Hedw.) Brid. — гипоарктогорный мезофит. К, П, редко. В кустарничково-лишайниково-моховой и моховой тундрах; в ивняковых и травяно-моховых тундрах, на плоских повышениях.

**Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. — космополитный ксеромезофит. П, редко. В ивняковой травяно-моховой, кустарничково-моховой с пятнами голого грунта, осоковой моховой тундрах, на повышениях; на сухих зарастающих каменистых отвалах.

**Cinclidium arcticum* (Bruch et Schimp.) Schimp. — арктогорный гигрофит. К, П, часто. В осоково-моховых с мелкими ивами, травяно-моховых, в кустарничково-лишайниково-моховых тундрах, в ивняковых (*Salix myrsinites*) травяно-моховых тундрах.

**C. latifolium* Lindb. — арктический гигрофит. К, П, редко. В ивняковых осоковых и ивнячково-моховых тундрах.

**C. minutifolium* Broth. — арктогорый гигрофит. П, единично. В кустарничково-лишайниково-моховой тундре.

**C. stygium* Sw. — арктогорный гигрофит. К, П, редко. В осоковых моховых с мелкой ивой, кустарничково-травяно-моховой тундрах и на пушицево-осоковом болоте.

**Cirriphyllum piliferum* (Hedw.) Grout — бореальный мезофит. П, единично. В осоково-моховой, ивняковой травяно-моховой тундрах.

**Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr — бореальный гигромезофит. П, единично. На мелкоземе речного склона.

**Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce (*Amblystegium filicinum* (Hedw.) De Not.) — горный гидрогигрофит. П, единично. В осоковой моховой тундре.

**Ctenidium procerrimum* (Mol.) Lindb. (*Pseudostereodon procerrimum* (Mol.) Fleisch.) — арктогорный мезофит. К, П, редко. В дриадовых каменистых моховых, лишайниково-моховых, ивняковых травяно-моховых тундрах.

**Cynodontium tenellum* (B. S. G.) Limpr. — горный мезофит. К, П, единично. На камнях в устье ручья.

**Cyrtomnium hymenophylloides* (Hueb.) Nyh. ex T. Kop. — арктогорный мезофит. К, П, редко. В ивняковых (*Salix myrsinites*), осоково-моховых и каменистых тундрах, на незадернованных участках.

**C. hymenophyllum* (B. S. G.) Holmen. — арктогорный гигромезофит, К, П, редко. В ивняковых (*Salix myrsinites*, *S. reptans*), травяно-моховых, луговинных и кустарничковых тундрах.

**Dicranella cerviculata* (Hedw.) Schimp. — бореальный гигромезофит. П, единично. На бруснично-морошково-моховых буграх.

**D. grevilleana* (Brid.) Schimp. (*Anisothecium grevilleanum* (Brid.) Lindb.) — гипоарктогорный мезофит. П, единично. В ивняковой травяно-моховой тундре на пятнах оголенного грунта.

**D. schreberiana* (Hedw.) Hilp. et Crum et Anderson (*Anisothecium schreberanum* (Hedw.) Dix.) — бореальный мезофит. П, единично. В ивняковой осоково-моховой тундре.

Dicranoweisia crispula (Hedw.) Lindb. — арктогорный гигромезофит. П, единично. В ивняковой травяно-моховой тундре, у камней.

**Dicranum acutifolium* (Lindb. et H. Arnell) C. Jens. ex Weinm. — арктогорный мезофит. П, единично. В ивняковой травяно-моховой с дриадой тундре.

**D. angustum* Lindb. — арктический гигрофит. К, П, единично. В ивняковой осоково-моховой, кустарничково-лишайниково-моховой тундрах, на плоских буграх.

D. elongatum Schleich. ex Schwaegr. — арктогорный мезофит. К, П, редко. На плоскобугристых пушицево-моховых болотах, в ивняковой осоково-моховой, осоковой тундрах, на буграх.

**D. flexicaule* Brid. (*D. congestum* Brid.). — гипоарктогорный мезофит. П, единично. В дриадово-разнотравно-моховой тундре.

**D. fuscescens* Turn. — бореальный мезофит. П, единично. На плоскобугристом болоте.

**D. muehlenbeckii* B. S. G. — бореальный ксеромезофит. К, единично. В ивняково-кустарничково-моховой тундре с пятнами голого грунта.

**D. spadiceum* Zett. — арктогорный мезофит. К, П, редко. В ивняковых травяно-моховых, осоковых тундрах, на буграх; кустарничково-лишайниково-моховых, дриадовых тундрах, на каменистой почве; на плоскобугристых пушицево-моховых болотах, на повышениях.

**Didymodon rigidulus* Hedw. (*Barbula rigidula* (Hedw.) Milde) — горный ксеромезофит. П, единично. В ивняковой осоково-зеленомошной тундре, на буграх.

Distichium capillaceum (Hedw.) B. S. G. — арктогорный мезофит. К, П, очень часто. В ивняковых (*Salix myrsinites*, *S. reptans*), дриадовых, травяно-моховых тундрах, на небольших кочках; в каменистой тундре.

**D. inclinatum* (Hedw.) B. S. G. — арктогорный гигромезофит. П, единично. В дриадовой тундре, по склону горы Шапка, между камнями.

**Ditrichum cylindricum* (Hedw.) Grout — бореальный мезофит. П, единично. В ивняковой осоково-моховой тундре.

D. flexicaule (Schwaegr.) Hampe — арктогорный мезофит. К, П, часто. В ивняковых (*Salix myrsinites*), травяно-моховых с пятнами голого грунта, дриадовых каменистых, моховых, лишайниково-моховых тундрах.

**Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. — бореальный гигрогидрофит. К, П, редко. В ивняковых (*Salix lanata*), травяно-моховых, осоковых моховых, дриадовых кочкарных с пятнами голого грунта тундрах; в воде на берегу ручья; по задернованному откосу к озеру.

**D. polygamus* (B. S. G.) Hedenaes (*Campylium polygamum* (B. S. G.) C. Jens.) — гипоарктический гигромезофит. К, П, редко. В ивняковых, кустарничковых дриадовых и ивнячковых травяно-моховых тундрах.

D. sendtneri (Schimp. ex H. Muell.) Warnst. — бореальный гигрогидрофит. П, единично. В ивняковых травяно-моховых тундрах, на злаковых пятнах.

Encalypta alpina Sm. — арктогорный мезофит. П, единично. В ивняковой осоково-зеленомошной тундре, на буграх; на берегу озера, на каменистом субстрате.

E. procera Bruch — арктогорный мезофит. К, единично. В расщелинах скал.

E. rhaptocarpa Schwaegr. (*E. rhaptocarpa* Schwaegr. var. *leptodon* (Bruch) Lindb.) — арктогорный мезофит. К, П, редко. По склону горы Шапка, в расщелинах скал; в дриадовой травяно-моховой тундре.

**E. streptocarpa* Hedw. — горный мезоксерофит. К, П, единично. В расщелинах скал, на зарастающих отвалах.

Eurhynchiastrum pulchellum (Hedw.) Ignatov et Huttunen (*Eurhynchium pulchellum* (Hedw.) Jenn.) — бореальный ксеромезофит. П, единично. По склону горы Шапка, между камней.

**Fissidens osmundoides* Hedw. — бореальный гигрофит. К, П, редко. В ивняковых (*Salix myrsinites*, *S. reptans*) моховых и травяно-моховых тундрах, на повышениях.

**Gymnostomum aeruginosum* Sm. — горный ксеромезофит. П, единично. В ивняковых (*Salix myrsinites*) осоково-моховых тундрах.

**Hamatocaulis lapponicus* (Norrl.) Hedenaes (*Drepanocladus lapponicus* (Norrl.) Z. Smirn.) — арктический гигрофит. К, П, редко. В ивняковых осоково-моховых, дриадово-моховых и осоковых тундрах.

**Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenaes (*Drepanocladus vernicosus* (Mitt.) Warnst.) — гипоарктический гигрофит. К, П, редко. В осоковых моховых, ивняково-зеленомошных, кустарничково-лишайниково-моховых тундрах.

Hennediella heimii (Hedw.) R. H. Zander (*Desmatodon heimii* (Hedw.) Mitt.; *Pottia heimii* (Hedw.) Fürnr.) — арктогорный мезофит. П, единично. В каменистой и осоково-моховых тундрах.

**Hygrohypnum luridum* (Hedw.) Jenn. — арктогорный гидрогигрофит. П, единично. В ивняковых осоковых тундрах и на мелкоземе в расщелинах камней.

**Hylocomiastrum pyrenaicum* (Spruce) Fleisch. — горный гигромезофит. П, единично. В дриадовой разнотравно-моховой тундре.

Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G. — бореальный мезофит. К, П, очень часто. В ивняковых (*Salix lanata*, *S. myrsinites*, *S. reptans*, *S. glauca*), кустарничково- (*Dryas octopetala*), лишайниково-, разнотравно-моховых тундрах; на плоскобугристом болоте; по склону горы Шапка.

Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G. var. *alascanum* (Lesq. et James) Limpr. — арктический мезофит. П, К, единично. В кустарничково-лишайниково-моховой и моховой тундрах.

**Hymenostylium recurvirostre* (Hedw.) Dix. — горный ксеромезофит. П, единично. В хвощатнике моховом.

**Hypnum cupressiforme* Hedw. — арктогорный мезофит. К, П, редко. В дриадовой каменистой, моховой тундрах, на каменистой почве; ивняковых травяно-моховых тундрах; на старых оленьих рогах.

**H. recurvatum* (Lindb. et H. Arnell) Kindb. — арктогорный мезофит. К, единично. В расщелинах скал.

**Isopterygiopsis pulchella* (Hedw.) Iwats. (*Isopterygium pulchellum* (Hedw.) Jaeg. et Sauerb.) — арктогорный гигромезофит. П, единично. В дриадовой тундре.

Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wils. — космополитный мезофит. К, П, редко. В ивняковых травяно-моховых тундрах; по берегу озера, на задернованном откосе.

**Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst. (*Amblystegium riparium* (Hedw.) B. S. G.) — бореальный гидрогигрофит. П, единично. Кустарничково-разнотравная тундра, в обводненных понижениях.

Limprichtia cossonii (Schimp.) Anderson, Crum et Buck (*Drepanocladus intermedius* (Lindb.) Warnst.) — бореальный гигромезофит. К, П, часто. В осоковых, ивняковых (*Salix myrsinites*), дриадовых травяно-моховых тундрах; на пушицево-осоковом болоте; по задернованному берегу ручья, на буграх и кочках.

L. revolvens (Sw. ex Anonymo) Loeske in Nitardy (*Drepanocladus revolvens* (Sw.) Warnst.) — гипоарктогорный гигрофит. К, П, часто. В кустарничковых осоково-моховых, ивняковых (*Salix myrsinites*) травяно-моховых тундрах; на пушицево-осоковом болоте.

Loeskypnum badium (Hartm.) Paul (*Drepanocladus badius* (Hartm.) Roth.) — арктический мезофит. П, единично. В ивняковой осоково-моховой тундре.

**Meesia longiseta* Hedw. — гипоарктический гигрофит. К, П, единично. В каменистой, осоковой моховой тундре, на незадернованных участках и небольших плоских повышениях.

M. triquetra (Richter) Aongstr. (*M. triquetra* (Richter) Aongstr *f. crassifolia* Kabiersch.) — гипоарктический гигрофит. К, П, часто. В ивняковых (*Salix myrsinites*), кустарничково-, травяно-моховых тундрах.

M. uliginosa Hedw. — арктогорный гигрофит. К, П, редко. В ивняковых (*Salix reptans*) травяно-моховых тундрах, на повышениях.

**Mnium ambiguum* H. Muell. — горный мезофит. П, единично. В ивняковой осоково-моховой тундре.

M. blyttii Bruch et Schimp. — арктогорный евросибирско-американский, мезофит. К, П, редко. В ивняковых (*Salix myrsinites*), дриадовых злаково-осоково-, травяно-моховых тундрах; по берегу и в устье ручья, на буграх и кочках, на мелкоземе между камней.

**M. marginatum* (Dicks. ex With.) P. Beauv. (*M. riparium* Mitt.) — горный мезофит. П, редко. В ивняковых (*Salix myrsinites*, *S. reptans*) травяно-моховых, кустарничковых (*Dryas octopetala*) тундрах.

**M. stellare* Hedw. — бореальный мезофит. К, П, редко. В ивняково-, дриадово-моховой, травянистой тундрах.

**M. thomsonii* Schimp. (*M. orthorrhynchum* Brid.) — гипоарктогорный ксеромезофит. П, единично. В ивняковой травяно-моховой и дриадовой моховой тундрах.

**Myurella julacea* (Schwaegr.) B. S. G. — арктогорный ксеромезофит. П, редко. В ивняковой травяно-моховой, дриадовой тундрах, на каменистой почве.

**M. tenerrima* (Brid.) Lindb. — арктогорный ксеромезофит. П, единично. В осоковой и ивняковой моховой тундрах.

Oncophorus wahlenbergii Brid. — бореальный гигрофит. П, единично. В ивняке (*Salix myrsinites*) осоково-моховом, в понижении.

Orthothecium chryseon (Schwaegr.) B. S. G. — арктогорный гигрофит. К, П, редко. В осоковых моховых, ивняковых травяно-моховых и дриадовых каменистых тундрах.

O. intricatum (Hartm.) B. S. G. — арктогорный мезоксерофит. П, единично. В ивняке (*Salix myrsinites*), на пятнах голого грунта.

**O. rufescens* (Dicks.) Schimp. — арктогорный мезофит. К, П, единично. В дриадовых травяных, каменистых, травяно-моховых тундрах, на незадернованных участках.

**O. strictum* Lor. — арктогорный гигромезофит. П, единично. В ивняке злаково-осоково-моховом.

**Oxyrrhynchium hians* (Hedw.) Loeske (*Eurhynchium hians* (Hedw.) Sande Lac.) — неморальный мезоксерофит. П, единично. На каменистом субстрате на берегу озера.

Paludella squarrosa (Hedw.) Brid. — гипоарктогорный гидрогигрофит. К, П, часто. В травяно-моховых, сфагновых, ивняковых (*Salix myrsinites*) тундрах; пушицево-осоковом болоте.

**Philonotis arnellii* Husn. — бореальный мезофит. П, единично. В кустарничково-лишайниково-моховой тундре.

**P. fontana* (Hedw.) Brid. — бореальный гигрофит. К, П, редко. В ивняковых осоковых, травяно-моховых тундрах; на задернованном берегу ручья.

P. tomentella Mol. — арктогорный гигрофит. П, редко. В кустарничково-травяно-моховой и ивняковой осоково-моховой тундрах.

**Plagiomnium curvatulum* (Lindb.) Schljakov — гипоарктический мезофит. К, П, часто. В ивняковых (*Salix myrsinites*, *S. lanata*) моховых, травяно-моховых, дриадовых каменисто-, моховых тундрах; по задернованному берегу ручья, на буграх.

**P. ellipticum* (Brid.) T. Kop. — бореальный гигромезофит. К, П, очень часто. В ивняковых (*Salix myrsinites*, *Salix lanata*), травяно-лишайниковой, дриадовой каменисто-моховой тундрах; в пушицево-осоковом и плоскобугристом болотах; по задернованным береговым откосам; в расщелинах скал, на мелкоземе.

**P. medium* (B. S. G.) T. Kop. — бореальный гигромезофит. К, П, единично. В ивняковой травяно-зеленомошной, кустарничково-лишайниково-моховой тундрах.

**Plagiothecium berggrenianum* Frisvoll — арктический гигромезофит. П, единично. В травяно-моховой тундре.

**P. denticulatum* (Hedw.) B. S. G. — бореальный мезофит. П, единично. В осоково-, дриадово-, ивняково-травяно-моховой тундрах.

**Platydictya jungermannioides* (Brid.) Crum (*Amblystegiella sprucei* (Bruch) Loeske) — горный мезофит. К, П, редко. В ивняковых травяно-моховых, дриадовых тундрах, на каменистой почве; по склону горы Шапка, в расщелинах скал, на мелкоземе.

**Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid. (*P. capilare* (Michx.) Brid.) — арктогорный мезофит. П, единично. В кустарничково-разнотравной тундре, на буграх.

**P. urnigerum* (Hedw.) P. Beauv. — бореальный мезофит. К, П, единично. В плоскобугристых болотах, на буграх; в ивняковых травяно-моховых и дриадовых тундрах.

Pohlia cruda (Hedw.) Lindb. — бореальный мезофит. К, П, редко. В ивняковых моховых, травяно-моховых, дриадовых каменисто-моховых, кустарничково-травяно-моховых, осоковых тундрах; у снежника, на мелкоземе между камнями.

**Pohlia drummondii* (Muell. Hall.) Andrews — арктогорный гигромезофит. П, единично. В осоково-моховой и разнотравно-злаково-моховой тундрах, на повышениях.

P. nutans (Hedw.) Lindb, (*Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. var. *bicolor* Hub.) — бореальный мезофит. К, П, редко. На плоскобугристых пушецево-моховых болотах, в понижениях; в травяно-моховых, кустарничково-моховых и каменисто-моховых тундрах.

P. wahlenbergii (Web. et Mohr) Andrews in Grout (*Mniobryum wahlenbergii* (Web. et Mohr) Jenn) — гипоарктогорный гидрогидрофит. П, единично. По задернованным береговым откосам; в ивняковой осоково-моховой тундре.

Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm. — арктогорный мезофит, гигромезофит. К, П, часто. В ивняковых (*Salix reptans*), травяно-, кустарничково-, каменисто-моховых тундрах; на пушицево-осоковых, плоскобугристых болотах; по склону горы Шапка, на мелкоземе между камнями.

P. alpinum var. *fragile* (Bryhn) D. G. Long (*Polytrichastrum fragile* (Bryhn) Schljakov; *Polytrichum fragile* Bryhn) — арктический гигромезофит. П, часто. В травяно-, ивняковых травяно-моховых тундрах; на плоскобугристом пушицево-моховом болоте, на буграх.

**Polytrichum commune* Hedw. — бореальный гигромезофит. П, единично. На плоскобугристом пушицево-моховом болоте, на буграх.

**P. hyperboreum* R. Br. — арктический ксеромезофит. П, единично. В злаково-моховой ивнячковой тундре, на высокой гряде.

P. jensenii I. Hagen — арктический гигромезофит. П, единично. В кустарничково-моховой тундре, на плоских буграх.

**P. juniperinum* Hedw. — бореальный ксеромезофит. П, К, очень часто. В кустарничковых травяно-моховых, ивняковых (*Salis glauca*) тундрах, на буграх; в осочниках, на буграх; на задернованном берегу ручья.

P. piliferum Hedw. — бореальный мезоксерофит. П, единично. В дриадовой тундре.

P. strictum Brid. — бореальный гигромезофит. К, П, единично. В ивняковых травяно-кустарничково-моховых тундрах; на болотах, на буграх.

**Pseudobryum cinclidioides* (Hueb.) T. Kop. — гипоарктогорный гидрогигрофит. П, единично. В ивняковых травяно-моховых, осоковых тундрах, на пятнах голого грунта.

**Pseudocalliergon brevifolius* (Lindb.) Hedenaes (*Drepanocladus latifolius* (Lindb. et Arn.) Broth.) — арктический мезофит. П, единично. В ивняковой злаково-осоковой тундре.

**P. lycopodioides* (Brid.) Hedenaes (*Drepanocladus lycopodioides* (Brid.) Warnst.) — бореальный гигромезофит. П, единично. В ивняковой злаково-осоковой тундре.

**P. trifarium* (Web et Mohr) Loeske (*Calliergon trifarium* (Web. et Mohr) Kindb.) — гипоарктогорный гидрофит. П, единично. В ивняковой осоково-моховой тундре.

P. turgescens (Th. Jens.) Loeske (*Scorpidium turgescens* (Th. Jens.) Moenkem.) — гипоарктогорный гидрогигрофит. К, П, часто. В ивняковых травяно-моховых, дриадовых кочкарных и дриадово-моховых тундрах; на плоскобугристых болотах.

**Pseudoleskeella nervosa* (Brid.) Nyh. (*Leskeella nervosa* (Brid.) Loeske) — горный ксеромезофит. П, единично. По склону горы Шапка, между камней; в дриадовой тундре, на старых оленьих рогах.

**P. tectorum* (Funck ex Brid.) Kindb. — горный мезоксерофит. П, единично. По склону горы, между камнями.

Racomitrium lanuginosum (Hedw.) Brid. — арктогорный ксеромезофит. П, единично. В ивнячковой и дриадовой травяно-моховых тундрах, на каменистой почве и на высокой гряде.

**Rhizomnium andrewsianum* (Steere) T. Kop. — арктогорный вид. К, П, единично. По склону горы Шапка; в ивняковой (*Salix reptans*) тундре.

**Rh. pseudopunctatum* (Bruch et Schimp.) T. Kop. — гипоарктогорный гигрофит. П, единично. В ивняковой (*Salix myrsinites*) травяно-моховой тундре.

**Rh. punctatum* (Hedw.) T. Kop. — бореальный гигрофит. П, единично. В осоковых моховых с разнотравьем тундрах, на небольших плоских повышениях.

**Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. — бореальный мезофит. П, единично. В кустарничково-разнотравной тундре, на кочке.

**Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. — гипоарктогорный ксеромезофит. К, П, редко. В дриадовых каменистых, травяно-, лишайниково-, ивняково-кустарничково-моховых с пятнами голого грунта, лишайниковых тундрах.

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske (*Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst.) — бореальный мезофит. К, П, очень часто. В ивняковых, кустарничковых, осоковых, травяно-, моховых тундрах; на болотах, по склону горы Шапка.

Schistidium agassizii Sull. et Lesq. (*S. alpicola* (Hedw.) *Limpr.*) — горный гигрофит. К, единично. В устье ручья, на камнях.

**S. apocarpum* (Hedw.) B. S. G. — гипоарктогорный ксеромезофит. П, единично. В дриадовой тундре, на старых оленьих рогах.

**S. dupretii* (Ther.) Web. (*Schistidium agassizii* Sull. et Lesq. var. *dupretii* (Ther.) Crum) — гипоарктогорный ксеромезофит. П, единично. В устье ручья, на камнях.

**Sciuro-hypnum latifolium* (Kindb.) Ignatov et Huttunen (*Brachythecium latifolium* Kindb., *B. nelsonii* Grout.) — бореальный евросибирско-американский гигрофит. П, единично. В осоково-моховой тундре.

**S. reflexum* (Starke) Ignatov et Huttunen (*Brachythecium reflexum* (Starke in Web. et Mohr) Schimp. in B. S. G.) — бореальный мезофит. П, единично. В осоковой пушицево-моховой тундре.

**Scleropodium ornellanum* (Mol.) Ignatov et Huttunen — арктогорный евразиатский мезофит. П, единично. В осоковой моховой тундре.

Scorpidium scorpioides (Hedw.) Limpr. — бореальный гидрогигрофит. К, П, редко. В ивняковых травяно-моховых тундрах, в понижениях.

**Sphagnum aongstroemii* C. Hartm. — гипоарктический гигрофит. П, единично. На плоскобугристом пушицево-моховом болоте, в понижениях.

S. balticum (Russ. ex Russ.) C. Jens. — бореальный гигрофит. К, П, единично. В кустарничково-моховых тундрах, на плоских буграх.

**S. capillifolium* (Ehrn.) Hedw. (*S. nemoreum* Scop.) — бореальный гигрофит. К, П, редко. На пушицево-осоковом и плоскобугристом болотах, у оснований груснично-морошково-моховых бугров; в осоково-моховых тундрах, на буграх.

S. fimbriatum Wils. — бореальный гигрофит. К, П, редко. В ивняковых травяно-, кустарничково-моховых, осоковых тундрах, на буграх; на плоскобугристом пушицево-моховом болоте.

**S. girgensohnii* Russ. — бореальный гигрофит. П, единично. В кустарничково-моховой тундре; на плоскобугристом пушицево-моховом болоте, на буграх.

**S. russowii* Warnst. — бореальный гигрофит. К, единично. В осоковой тундре, на буграх.

S. squarrosum Crome — бореальный, гигрофит. К, П, редко. На плоскобугристых болотах; в осочковых, ивняковых (*Salix reptans*) травяно-моховых тундрах.

Sphagnum warnstorfii Russ. — бореальный гигрофит. К, П, единично. В осоковой, ивняковой (*Salix reptans*) травяно-моховой тундрах, на буграх.

Stereodon bambergeri (Schimp.) Lindb. (*Hypnum bambergeri* Schimp.) — арктогорный мезофит. К, П, редко. В ивняковых травяно-моховых, дриадовых каменистых, травяно-, лишайниково-, моховых тундрах.

**S. callichrous* (Brid.) Briathw. (*Hypnum callichroum* Brid.) — арктогорный мезофит. П, единично. В злаково-осоково-моховой тундре.

**S. holmenii* (Ando) Ignatov et Ignatova (*Hypnum holmenii* Ando) — арктогорный ксеромезофит. К, единично. В ивняковой осоково-моховой тундре.

S. revolutus Mitt. (*Hypnum revolutum* (Mitt.) Lindb.) — арктогорный мезофит. П, единично. В дриадово-травяно-моховой и лишайниковой тундрах.

Straminergon stramineum (Dicks. ex Brid.) Hedenaes (*Calliergon stramineum* (Brid.) Kindb.) — бореальный гигрогидрофит. К, П, часто. В осоковой моховой с мелкой ивой, ивняковой, кустарничковой травяно-моховых, дриадовых тундрах; на плоскобугристом пушицево-моховом болоте.

**Syntrichia norvegica* Web. — арктогорный ксеромезофит. К, П, редко. В дриадовой, каменистой, ивняково- (*Salix myrsinites*), травяно-моховой с пятнами голого грунта, на кочках; у снежника, на мелкоземе; на нивальной луговине.

S. ruralis (Hedw.) Web. et Mohr — аридный (космополитный) ксеромезофит. К, П, редко. В ивняковых, дриадовых с карликовой березкой и травяно-, лишайниково-моховых тундрах с пятнами голого грунта, на каменистой почве с обломками доломита; в расщелинах скал.

**Tayloria lingulata* (Dicks.) Lindb. — арктогорный мезофит. П, редко. В ивняковых (*Salix myrsinites*), осоковых моховых и травяно-моховых тундрах.

Tetraplodon mnioides (Hedw.) B. S. G. — гипоарктогорный гигромезофит. К, П, редко. В устье ручья, на камнях; в кустарничковой и ивняковой тундрах.

**Timmia austriaca* Hedw. — гипоарктогорный мезофит. П, редко. В дриадово-, лишайниково-моховых, ивняковой травяно-моховой тундрах; по склону горы Шапка, между камнями.

**T. bavarica* Hessl. (*Timmia megapolitana* Hedw. var. *bavaricai* (Hessl.) Brid.) — горный мезофит. К, единично. На берегу реки, в расщелинах скал.

**T. megapolitana* Hedw. — гипоарктогорный мезофит. П, единично. В ивняковой злаково-осоково-моховой тундре.

Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske — гипоарктогорный гигрофит. К, П, очень часто. В ивняковых, кустарничковых (*Salix lanata*, *S. myrsinites*, *S. reptans*, *Dryas octopetala*) тундрах.

**Tortella fragilis* (Hook. et Wils.) Limpr. — арктогорный ксеромезофит. П, единично. В дриадовой тундре.

**T. tortuosa* (Hedw.) Limpr. — горный ксеромезофит. К, П, редко. В каменистой, дриадовой каменисто-моховой, ивняковой травяно-моховой, лишайниковой тундрах; в осочнике моховом, на небольших кочках.

Tortula leucostoma (R. Br.) Hook. et Grev. (*Desmatodon leucostoma* (R. Br.) Berggr.) — арктогорный ксеромезофит. К, единично. В дриадовой каменистой тундре.

Warnstorfia exannulata (B. S. G.) Loeske — бореальный гидрогидрофит. П, часто. В ивняковых осоково-, дриадовых травяно-моховых, осоково-сфагновых тундрах; по берегу озера.

W. fluitans (Hedw.) Loeske — бореальный гигрофит. П, единично. В кустарничково-моховой тундре; между буграми, в воде.

W. sarmentosa (Wahlenb.) Hedenaes (*Sarmentypnum sarmentosum* (Wahlenb.) Tuom. et T. Kop., *Calliergon sarmentosum* (Wahlenb.) Kindb.) — арктогорный гигрофит. К, П, часто. В пушицево-осоковом болоте; в ивняковых травяно- и осоково-моховых тундрах.

Флора о-ва Вайгач, как и в целом флора арктических островов, отличается сравнительной молодостью, начало ее формирования связано с бореальной трансгрессией (Толмачев, 1930). Детально изученные островные бриофлоры европейской части Российской Арктики (Земля Франца-Иосифа, Северная Земля, Новая Земля) насчитывают 378 видов мхов (всего в Российской Арктике зафиксировано 542 вида) (Afonina, Czernyadjeva, 1995; Афонина, Матвеева, 2003). Из приведенных данных следует, что разнообразие флоры листостебельных мхов не только юго-западной части Вайгача, но и всей небольшой территории острова можно оценить как достаточно высокое для островных субарктических тундр, с учетом литературных данных на Вайгаче найдено 192 таксона.

Бриофлора о-ва Вайгач по видовому составу наиболее близка к островной бриофлоре Новой Земли ($K_j = 0.5$) (табл. 1), что, скорее всего, объясняется их принадлежностью к Урало-Пайхойской складчатой области и схожим структурно-геологическим строением (Доронина, Жардинская, 1970). Таксономическая структура флоры мохообразных о-ва Вайгач также характерна для островных арктических бриофлор (табл. 2). Объем семейств, указанных в табл. 2, для унификации и простоты сравнения приводится согласно сводке листостебельных мхов бывшего СССР (Ignatov, Afonina, 1992). Среди крупных семейств выделяются *Amblystegiaceae* (27 видов), *Mniaceae* (19), *Dicranaceae* (17), *Brachytheciaceae* (16), *Pottiaceae* (15), *Polytrichaceae*, *Plagiotheciaceae* (10), *Hypnaceae* (9), *Bryaceae* (8), а среди родов — *Brachythecium* и *Dicranum* (по 9 видов), *Hypnum* (8), *Polytrichum* (6), *Calliergon* (4 вида). Ядро флоры листостебельных мхов острова составляют арктогорный (61 вид), бореальный (59), гипоарктогорный (21) и горный (20 видов) элементы. Бóльшая часть выявленных видов (53 %) — мезофиты.

Разнообразие местообитаний, множество озер и рек, гористый рельеф, выходы карбонатных пород способствуют произрастанию на о-ве Вайгач редких для Российской Арктики мхов: *Scleropodium ornellanum*, *Timmia megapolitana*, *Schistidium dupretii*, *Philonotis arnellii*, *Mnium stellare*, *Pseudocalliergon lycopodioides*, *Rhizomnium punctatum*. Кроме того, здесь обнаружены листостебельные мхи, характерные для таежной и тундровой зон европейского Северо-Востока (*Hylocomiast-*

ТАБЛИЦА 1

Коэффициенты общности Жаккара, отражающие степень сходства состава таксонов листостебельных мхов островных арктических флор

Арктические острова	Вайгач	Земля Франца-Иосифа[1]	Новая Земля[1]	Северная Земля[2]	Врангеля[1]
Вайгач (192 видовых и внутривидовых таксона)	—	0.33	0.50	0.38	0.44
Земля Франца-Иосифа[1] (112)	0.33	—	0.46	0.44	0.36
Новая Земля[1] (202)	0.50	0.46	—	0.41	0.51
Северная Земля[2] (164)	0.38	0.44	0.41	—	0.45
Врангеля[1] (249)	0.44	0.36	0.51	0.45	—

Примечание. Литературные источники: [1] — Afonina, Czernyadjeva, 1995; [2] — Afonina, Czernyadjeva, 1995; Афонина, 2002; Афонина, Матвеева, 2003.

ТАБЛИЦА 2

Ведущие семейства листостебельных мхов островных арктических флор

Семейства	Вайгач		Земля Франца-Иосифа[1]		Новая Земля[1]		Северная Земля[2]		Врангеля[1]	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Amblystegiaceae	1	27	1	18	2	24	1	19	1	24
Bartramiaceae	10	6	—	3	—	6	—	5	—	8
Brachytheciaceae	4	16	5	7	10	8	7	8	9	12
Bryaceae	6	11	2	15	1	28	5	13	2	24
Dicranaceae	3	17	4	9	3	17	2	19	4	22
Ditrichaceae	—	5	—	4	—	5	9	7	—	4
Grimmiaceae	—	5	—	3	—	2	3	18	—	3
Hypnaceae	9	9	—	3	8	10	10	7	7	13
Mniaceae	2	19	—	2	6	12	11	7	6	15
Plagiotheciaceae	8	10	7	6	9	9	8	8	10	11
Polytrichaceae	7	10	3	10	5	14	6	11	8	13
Pottiaceae	5	15	6	7	7	12	4	17	3	23
Sphagnaceae	9	9	0	0	4	15	—	1	5	16
Splachnaceae	—	4	—	4	11	8	—	4	—	6

Примечание. А — ранг семейства, Б — число видов. Литературные источники: [1] — Afonina, Czernyadjeva, 1995; [2] — Afonina, Czernyadjeva, 1995; Афонина, 2002; Афонина, Матвеева, 2003.

rum pyrenaicum, *Mnium marginatum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*), что, возможно, связано с продвижением видов в Арктику по единой Новоземельской дуге (Урал—Пай-Хой—Вайгач), расчлененной субширотными желобами на несколько частей (Юшкин, 1979). Немаловажно и то, что с 1963 г. на острове существовал биологический заказник областного значения (Дружинина, Мяло, 1990; Андреев, 1992), который в 1994 г. прекратил свое существование, а в настоящее время о-в Вайгач входит в список территорий ограниченного природопользования и объявлен приоритетной зоной для заповедования в арктическом секторе России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Ладыженская К. И., Савич-Любицкая Л. И. Андреевые и Бриевые (Тетрафисовые, Политриховые, Буксбаумиевые, Шистостеговые) мхи // Флора споровых растений СССР. Т. 3. Листостебельные мхи (2). М.; Л., 1954. 332 с.

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., 1961. 716 с.

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Комаровские чтения. Л., 1977. Вып. 29. 188 с.

Александрова В. Д. Арктические тундры // Растительность европейской части СССР. 1980. С. 44—52.

Андреев В. А. О флоре острова Вайгач // «Проблемы оптимизации и использования растительности и растительных ресурсов на европейском Севере. Тез. докл. конф.». (Восьмые Перфильевские чтения). Архангельск, 1992. С. 35—37.

Афонина О. М. Дополнения к флоре мхов архипелага Северная Земля // Новости систематики низших растений. СПб., 2002. Т. 36. С. 203—210.

Афонина О. М., Матвеева Н. В. Мхи острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 9. С. 1—24.

Доронина Н. А., Жардинская Н. Г. Новая Земля и Вайгач // Советская Арктика (моря и острова Северного Ледовитого океана). М., 1970. С. 363—388.

Дружинина О. А., Мяло Е. Г. Охрана растительного покрова Крайнего Севера: проблемы и перспективы. М., 1990. 176 с.

Железнова Г. В., Шубина Т. П., Улле З. Г. К распространению листостебельных мхов в юго-западной части острова Вайгач // Тр. Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 1996. № 147. С. 60—67.
Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части Европейской России. М., 2003, Т. 1. С. 608; 2004. Т. 2. С. 609—960.
Толмачев А. И. О происхождении флоры Вайгача и Новой Земли // Тр. Бот. муз. АН СССР. Л., 1930. № 22. С. 181—205.
Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
Юшкин Н. П. На островах Ледовитого. Сыктывкар, 1979. 112 с.
Afonina O. M., Czernyadjeva I. V. Mosses of the Arctic: check-list and bibliography // Arctoa. 1995. Vol. 5. P. 99—142.
Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 1—85.

SUMMARY

The moss flora of Vaigach Island comprises 192 taxa. 108 taxa are for the first reported from the territory. The data are based upon the results of the bryological research in the south-western Vaigach Island. The study covers the environs of Paykhato Lakc (69°45′—48′ N, 59°45′—50′ E) and the Krasnaya River (69°42′ N, 59°55′ E). A relatively high share of arctic-alpine and boreal species is characteristic to the flora of the region.

УДК 581.82 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 3

© А. Е. Васильев, О. В. Костина

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЛИТОЦИСТ *DENDROCNIDE MOROIDES* (*URTICACEAE*)

A. E. VASSILYEV, O. V. KOSTINA. THE ULTRASTRUCTURE OF LITHOCYSTS IN *DENDROCNIDE MOROIDES* (*URTICACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vassilyev@list.ru
Поступила 11.07.2007

Исследована структура растущих и закончивших рост литоцист листа *Dendrocnide moroides* (Wedd.) Chev. Установлено, что цисты формируются в адаксиальной эпидерме и в паренхиме секущих жилок. Они образуют цистолиты шаровидной формы. В процессе развития эпидермальные литоцисты врастают в глубже расположенный палисадный мезофилл, очевидно путем интрузивного (скользящего) роста. Специфической чертой ультраструктуры растущих цист является наличие упорядоченного цитоскелета из большого числа кортикальных микротрубочек, ориентированных перпендикулярно направлению роста клетки. Обсуждается возможная роль микротрубочкового скелета в интрузивном росте цисты. Установлено также, что в отличие от *Pilea cadierei* (Galatis et al., 1989) микротрубочки, выстилающие плазмалемму вокруг растущего цистолита, у *D. moroides* не образуются. Специфика цистолитов у исследованного вида состоит в отсутствии в них целлюлозы, концентрической слоистости и радиальных каналов. Тельца Гольджи продуцируют 2 типа секреторных пузырьков: крупные участвуют в образовании полисахаридного матрикса цистолита, мелкие — в отложении кремнезема.
Ключевые слова: цистолиты, биоминерализация, микротрубочки, интрузивный рост.

Литоцисты — идиобласты, специализированные для аккумуляции карбоната кальция, в меньшей концентрации — кремнезема и фосфата кальция. Эти вещества накапливаются внутри клетки в особой структуре полисахаридной природы — цистолите. В отличие от оксалата кальция карбонат (а также кремнезем) откладывается не в кристаллической, а в аморфной форме (Pireyre, 1961). Образование литоцист является диагностическим признаком ряда семейств, в особенности *Acantha-*

ceae, *Urticaceae*, *Moraceae* (Metcalfe, 1983); в целом они встречаются неизмеримо реже, чем идиобласты с кристаллами оксалата кальция. Литоцисты, как правило, закладываются в эпидерме (обычно верхней), но могут формироваться (особенно в стебле) и в глубже расположенных тканях.

Цистолиты по форме чаще всего бывают 2 типов — шаровидные и удлиненные веретеновидные. Последние могут быть ориентированы параллельно поверхности органа (периклинальные) или перпендикулярно поверхности (антиклинальные). Тип и ориентация цистолитов — признаки постоянные, родового ранга (Pireyre, 1961). Образованию цистолита предшествует появление ножки — короткого выроста наружной стенки, направленного внутрь эпидермальной клетки. Как видно под световым микроскопом, у исследованных видов тело цистолита состоит из концентрических слоев (чередующихся светлых и темных), в изолированных цистолитах выявляются радиальные «каналы», заканчивающиеся в «протуберанцах» (Watt et al., 1987; Lin et al., 2004).

К настоящему времени имеются всего 2 работы, в которых сопоставляются светооптические и электронно-микроскопические данные по развитию литоцист (Watt et al., 1987; Galatis et al., 1989). Обе они посвящены *Pilea cadierei* (сем. *Urticaceae*), у которой цистолиты периклинальные веретеновидные. По данным W. M. Watt с соавт. (1987), циста закладывается в эпидерме и вскоре приобретает колбовидную форму. Нижняя часть цисты удлиняется путем, очевидно, интрузивного роста между эпидермальными и подстилающими слоями клеток, разрастаясь в 2 противоположных направлениях, в результате чего она приобретает эллипсоидальную форму и располагается под эпидермой. Одновременно с этим наружная стенка цисты сначала утолщается, а затем утончается в латеральном направлении, по мере того как верхняя часть клетки сдавливается между смежными эпидермальными клетками до тех пор, пока она не приобретет вид толстой полоски, состоящей из вещества оболочки между 2 эпидермальными клетками, нависающими над цистой.

B. Galatis с соавт. (1989) изучали распределение кортикальных микротрубочек при заложении и в начале разрастания цисты, до стадии, соответствующей колбовидной стадии, выделенной Watt с соавт. (1987). На последней большинство микротрубочек располагалось у внутренней периклинальной стенки перпендикулярно эпидерме. На стадии периклинального (интрузивного) роста клетки авторы описывают строение микротрубочкового скелета только в кортикальной цитоплазме вокруг растущего цистолита и ничего не говорят о цитоскелете вокруг растущей клетки и не изображают его на рисунках. Однако Watt с соавт. (1987) выявили на этой стадии микротрубочки в цитоплазме, не только окружающей цистолит, но и в кортикальной цитоплазме у стенки, общей с другой клеткой.

Что же касается ультраструктуры литоцист, то в работе Watt с соавт. (1987) в одном абзаце приведены общие фразы о наборе органелл в зрелых литоцистах, а в работе Galatis с соавт. (1989) только отмечается наличие пузырьков Гольджи.

Цель нашей работы — выявить структуру литоцист у другого представителя сем. *Urticaceae — Dendrocnide moroides*, имеющего цистолиты другой формы, и сравнить ее с таковой *Pilea cadierei*.

Материал и методика

Исследованы растущие и закончившие рост литоцисты верхней эпидермы листьев. Материал получали из оранжереи Ботанического института РАН (С.-Петербург). Фиксацию проводили в течение 3 ч в 3%-м растворе глутаральдегида

на какодилатном буфере (pH 7.2) при комнатной температуре. После глутаровой фиксации и промывки буфером материал дофиксировали 2%-м раствором тетраоксида осмия (ночь в холодильнике). За этим следовали обезвоживание и заливка в смесь эпоксидных смол аралдита и эпона. Срезы эпидермы с литоцистами (полутонкие для световой и ультратонкие для электронной микроскопии) делали стеклянными ножами на ультратоме Ultracut. Для просмотра и фотографирования срезов использовали световой микроскоп Olympus-BX51 с цифровой видеокамерой и электронный микроскоп Hitachi-600.

Результаты и обсуждение

Литоцисты у *Dendrocnude moroides* образуются в верхней эпидерме и паренхиме секущих жилок листьев, а также в коре и сердцевине стеблей. Они характеризуются асинхронностью дифференциации. Часть из них заканчивает рост и формирование цистолитов уже в листовых примордиях ростовой почки, большинство же эти процессы завершают лишь при завершении роста листа. В листьях, закончивших рост, цисты частично заглублены в мезофилл, а цистолит имеет шаровидную форму и с поверхности покрыт «протуберанцами» (табл. I, *а*).

Как видно в электронном микроскопе, цистолиты у *D. moroides* в растущей цисте состоят из нескольких компонентов (табл. I, *б*, *в*). В тонкогранулярный матрикс погружены темные бесформенные включения и рыхло расположенные короткие искривленные фибриллы. На продвинутой стадии, когда на поверхности цистолита уже развиты протуберанцы (указание на то, что рост цистолита закончен), он приобретает ячеистую структуру. Электронно-прозрачные ячейки являются, скорее всего, местами отложения карбоната кальция, и появляются они сначала на периферии (табл. I, *в*). Интересно, что, по мнению Watt с соавт. (1987), при применении фиксирующих жидкостей для электронной микроскопии кальций в ткани не сохраняется. С этим согласуется наше предположение о локализации карбоната кальция в прозрачных участках цистолита при завершении его роста.

Полученные нами данные указывают на то, что минерализация цистолита у *Dendrocnide moroides* начинается после завершения его роста. Такое же предположение было высказано ранее для других представителей сем. *Urticaceae* (Chareyre, 1984; цит. по: Pireyre, 1961).

В полностью минерализованных цистолитах прозрачный компонент преобладает (табл. II, *а*). В отличие от других исследованных растений (Scott, 1946; Pireyre, 1961; Lin et al., 2004) цистолиты *D. moroides* лишены концентрической слоистости и радиальных «каналов». Однако темный компонент образует 1—2 ленты, опоясывающие тело цистолита. Вероятно, он представляет собой кремнезем. Некоторые авторы (Lin et al., 2004) считают, что карбонат кальция откладывается в виде концентрических темных в электронном микроскопе слоев. Согласиться с этим мы не можем, так как карбонат с осмием не связывается и поэтому места его отложения не могут быть видны. Следует отметить, что в цистолитах *D. moroides* отсутствуют характерные для целлюлозы и обнаруженные в цистолитах *Pilea cadierei* (Galatis et al., 1989) прямые параллельные микрофибриллы. Данный факт указывает на то, что целлюлозы в цистолитах исследованного нами растения нет.

В растущем листе литоциста быстрее растет в антиклинальном направлении, чем соседние клетки, что обусловливает рост путем «скольжения» ее оболочки по оболочкам смежных клеток и обеспечивает ее врастание в мезофилл. При этом циста механически раздвигает клетки по срединной пластинке, разрушая ее. В ре-

зультате на месте узкой темной срединной пластинки, скрепляющей соседние клетки других типов, появляется более широкая электронно-прозрачная полоска (табл. II, *б*, стрелки).

Растущая литоциста содержит центральную вакуоль, пересекаемую узкими тяжами цитоплазмы. Необходимое для обеспечения скользящего роста цисты более высокое, чем в смежных клетках, тургорное давление в ней должно создаваться большей концентрацией в ее вакуоли по сравнению с вакуолью соседних клеток осмотически активных веществ. Содержимое вакуоли электронно-прозрачно.

Цистолит врастает в вакуоль со стороны наружной стенки. Эта стенка, к которой он «подвешен» на короткой ножке в вакуоль, заметно утолщена по сравнению с наружной стенкой эпидермальных клеток, что характерно и для *Pilea cardierei* (Galatis et al., 1988).

В отличие от идиобластов с кристаллами оксалата кальция, образующимися как правило в вакуоли, цистолит с самого начала отделен от центральной вакуоли цитоплазматическим футляром, причем часто более широким, чем слой цитоплазмы вдоль антиклинальных стенок. Футляр отграничен от вакуоли тонопластом, а от цистолита плазмалеммой (табл. II, *в*), через которую происходит активный транспорт карбоната кальция в цистолит. Слой постенной цитоплазмы имеет такую же небольшую ширину, как и в смежных клетках эпидермы и мезофилла. Как и в них, плазмалемма характеризуется ровным контуром (табл. II, *б*). По многим другим ультраструктурным признакам цитоплазма литоцист своеобразна. Так, характерной ее особенностью в удлиняющихся перпендикулярно поверхности листа литоцистах является наличие большого числа кортикальных микротрубочек у антиклинальных стенок. Как видно на поперечном срезе листа, кортикальные перерезанные поперек микротрубочки располагаются близко и параллельно друг другу. Они ориентированы параллельно поверхности листа (табл. II, *б*, двойные стрелки), т.е. перпендикулярно направлению роста. У периклинальных стенок цисты (как наружной, так и внутренней) микротрубочки отсутствуют.

Как известно (Васильев, 1996), в оболочке удлиняющихся клеток микрофибриллы целлюлозы ориентированы так же, как и микротрубочки (перпендикулярно к направлению роста). При этом вторые контролируют ориентацию первых. Рост клетки растяжением обеспечивается тургорным давлением, одинаковым по всей поверхности клетки. Однако параллельные друг другу жесткие микрофибриллы целлюлозы позволяют клетке расти только в перпендикулярном к ним направлении. В цистолитах *D. moroides* направленный, антиклинальный интрузивный рост обеспечивается периклинальной (перпендикулярной к направлению роста) ориентацией микрофибрилл целлюлозы. Следует отметить, что на ультратонких срезах, сделанных поперек листа, растущие скользящим ростом антиклинальные стенки цисты не отличаются по структуре от стенок клеток эпидермы. Ориентация микрофибрилл в них не видна потому, что они перерезаны поперек. Кроме того сами микротрубочки, помимо контроля ориентации целлюлозы выполняют скелетную, опорную функцию: подобно обручам они стягивают растущую цисту, преодолевая сопротивление раздвигаемых цистой клеток. Характерно, что в последних микротрубочки отсутствуют (табл. II, *б*). В закончивших рост цистах микротрубочки также исчезают.

Пластиды литоцист — редкие бескрахмальные лейкопласты разнообразной формы, содержащие небольшое число пластоглобул, пузырьков и коротких тилакоидов, погруженных в плотную строму (табл. II, *г*). Тогда как для основных эпидермальных клеток характерны хлоропласты с несколькими крахмальными зернами и хорошо развитой тилакоидной системой, включающей граны.

Аппарат Гольджи растущих литоцист находится в состоянии. гиперсекреции — тельца Гольджи (табл. II, *г*) продуцируют большое число гомогенных гранулофибриллярных секреторных пузырьков диаметром 60—120 нм. Эти пузырьки сходны с пузырьками растущих клеток других растений (Васильев, Муравник, 1993) и, как и в них, поставляют аморфные полисахариды матрикса для растущей клеточной оболочки.

Цитоплазматический футляр цистолита отличается от постенной цитоплазмы рядом ультраструктурных признаков, Прежде всего в нем отсутствуют кортикальные микротрубочки (табл. II, *в*). Это подтверждает высказанное выше предположение об отсутствии целлюлозы в цистолитах *D. moroides*. У других исследованных видов целлюлоза в цистолитах была обнаружена (Scott, 1946; Pireyre, 1961; Watt et al., 1987, и др.), как и микротрубочки, окружающие цистолит (Galatis et al., 1989).

В отличие от ровной пристенной плазмалеммы плазмалемма футляра имеет неровный контур, что связано с увеличением ее поверхности, обусловленным более интенсивным экзоцитозом секреторных пузырьков и активным транспортом карбонатов в цистолит (увеличение площади мембранной поверхности для размещения на ней ионных насосов). Помимо гомогенных пузырьков, обеспечивающих рост матрикса цистолита, состоящего из аморфных полисахаридов, после завершения роста цистолита в цитоплазме футляра появляется 2-й тип секреторных пузырьков. Эти пузырьки более мелкие (30—50 нм), электронно-прозрачные. Характерная их особенность — наличие осмиофильных частиц на внутренней поверхности ограничивающей мембраны (табл. II, *д*). Частицы, вероятно, представляют собой кремнезем. Известно (Ахалкаци, 1985), что полимеризация поступающего в клетку мономерного кремния — образование кремнезема — происходит на поверхности мембран, в литоцистах *D. moroides* — на поверхности мембран пузырьков Гольджи. Экзоцитоз этих пузырьков обеспечивает импрегнацию цистолита кремнеземом, внося вклад в его минерализацию. Опоясывающие цистолит черные ленты, скорее всего, состоят из кремнезема. Таким образом, полученные ультраструктурные данные свидетельствуют о том, что секреция в цистолит карбоната кальция и кремнезема происходит с помощью различных механизмов: первый выделяется из цитоплазмы путем активного транспорта через плазмалемму, второй — путем экзоцитоза пузырьков Гольджи.

В количестве и структуре эндоплазматического ретикулума и митохондрий нет видимых различий между футляром, постенным слоем цитоплазмы в цистах и в смежных клетках. Митохондрии встречаются не чаще и структура их такая же, как и в клетках мезофилла. Эндоплазматический ретикулум представлен редкими и короткими гранулярными цистернами. Плотность расположения свободных рибосом такая же (средняя), как и в клетках мезофилла. Однако в отличие от клеток эпидермы и мезофилла пероксисомы в литоцистах не обнаружены.

Основное количество цитоплазмы вместе с ядром находится у внутренней периклинальной стенки цистолита. Ядро сплюснутое. Ядрышки цист выделяются крупным размером и мозаичным распределением фибриллярного и гранулярного компонентов, причем доли компонентов примерно равны. Такая структура характерна для транскрипционно-активных ядрышек (Васильев, 1978). В клетках же эпидермы и мезофилла ядрышки мелкие, чисто фибриллярные, т. е. неактивные.

Таким образом, литоцисты 2 исследованных к настоящему времени видов сем. *Urticaceae* имеют как сходные, так и различные черты ультраструктуры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахалкаци М. Ш. Ультраструктура трихомов некоторых представителей семейства *Urticaceae*. Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1985.

Васильев А. Е. Изменение структуры ядра клеток мезофилла в ходе развития листа тополя // Цитология. 1978. Т. 31. Вып. 1. С. 15—22.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Функциональная морфология аппарата Гольджи растительных клеток // Цитология. 1993. Т. 35. Вып. 1. С. 5—33.

Васильев А. Е. Сравнительная структурно-функциональная характеристика цитоскелета животных и высших растений // Журнал общей биол. 1996. Т. 57. № 3. С. 293—325.

Galatis B., Apostolakos P., Panteris E. Microtubules and lithocyst morphogenesis in *Pilea cadierei* // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. N 9. P. 2788—2804.

Lin M.-L.,Yen T. B., Kuo-Huang L.-L. Formation of calcium carbonate deposition in the cotyledons during germination of *Justicia procumbens* (*Acanthaceae*) seeds // Taiwania. 2004. Vol. 4. N 2. P. 250—262.

Metcalfe C. R. Secreted mineral substances. Anatomy of the dicotyledons. 1983. Vol. 2. P. 83—91.

Pireyre N. Contribution à l'étude morphologique, histologique et physiologique des cystolithes // Rév. Cytol. Biol. Végét.1961.T. 23. Fasc.1—4. P. 93—320.

Scott F. M. Cystoliths and plasmodesmata in *Beloperone*, *Ficus* and *Boehmeria* // Bot. Gaz. 1946. Vol. 107. N 3. P. 372—378.

Watt W. M., Morrell C. K., Smith D. L., Steer M. W. Cystolith development and structure in *Pilea cadierei* (*Urticaceae*) // Ann. Bot. 1987. Vol. 60. N 1. P. 71—84.

SUMMARY

A study of the structure of growing and mature lithocysts in *Dendrocnide moroides* (Wedd.) Chev. was made. It was established that cysts produce spherical cystoliths. During development, the epidermal lithocysts grow into underlying palisade mesophyll evidently by the intrusive (gliding) growth. The specific ultrastructural feature of growing cysts is the well ordered cytoskeleton of numerous cortical microtubules that are oriented perpendicularly to the direction of cell growth. The role of microtubular cytoskeleton in the intrusive growth of the lithocyst is discussed. It was also found that unlike *Pilea cadierei* (Galatis et al., 1989) no microbubules are formed on the portion of the plasmalemma that surrounds growing cystolith of *D. moroides*. The specific feature of cystoliths in a species studied here is that they lack cellulose, concentric layering and radial canals. The Golgi bodies produce two types of secretory vesicles, the larger ones are responsible for the formation of the cystolith polysaccharide matrix, and the smaller vesicles supply cystolith with silica.

УДК 581.33 : 582.662 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 3

© З. Н. Цымбалюк

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CHENOPODIACEAE*

Z. M. TSYMBALYUK. PALYNOMORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF THE FAMILY *CHENOPODIACEAE* MEMBERS

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины
01601 Киев, ул. Терещенковская, 2
E-mail: palynology@ukr.net
Поступила 12.12.2005
Окончательный вариант получен 28.04.2007

Исследованы пыльцевые зерна 180 видов (250 образцов), принадлежащих к 75 родам всех триб сем. *Chenopodiaceae*. Предложены морфологические характеристики пыльцы: сфероидальная и многогранно-сфероидальная форма; округлое, округло-угловатое и угловатое очертание; волнистый или слабоволнистый край; средние, мелкие и крупные размеры; варьирующее число пор (8—150); крупноточечная, среднеточечная и мелкоточечная текстура. Детальное исследование позволило устано-

вить четыре подтипа скульптуры поверхности мезопориумов: разношипиковый, крупношипиковый, мелкошипиковый и ультрамелкошипиковый.

Полученные палиноморфологические данные могут быть использованы для решения вопросов систематики, а также для целей спорово-пыльцевого анализа.

Ключевые слова: спорово-пыльцевой анализ, пыльца, морфология, скульптура, текстура, систематика, *Chenopodiaceae*.

К настоящему времени изучены морфологические особенности пыльцевых зерен отдельных представителей сем. *Chenopodiaceae*. Одной из первых публикаций, содержащих описания пыльцы 8 видов, является классическая работа R. P. Wodehouse (1935). Публикации, касающиеся морфологии пыльцы некоторых представителей этого семейства, сведены в книге G. Erdtman (1952). Автор исследовал пыльцевые зерна 40 видов, принадлежащих к 20 родам, и дал общую характеристику пыльцы этого семейства, определив его как палиноморфологически однотипное. Л. А. Алешина (1972) охарактеризовала пыльцевые зерна 24 видов сем. *Chenopodiaceae* флоры европейской части бывшего Советского Союза.

Для целей спорово-пыльцевого анализа было проведено палиноморфологическое исследование современных представителей сем. *Chenopodiaceae* (Моносзон, 1952, 1973). Изучена морфология пыльцы 117 видов маревых флоры бывшего СССР и дана морфологическая характеристика пыльцы подсемейств *Cyclolobeae* C. A. Mey. и *Spirolobeae* C. A. Mey. (в настоящее время такое разделение *Chenopodiaceae* пересмотрено). Выявлено, что подсем. *Cyclolobeae* характеризуется однообразием пыльцы отдельных родов (например, *Suaeda* Forssk. ex Scop., *Corispermum* L., *Atriplex* L. и др.), а в подсем. *Spirolobeae* различается пыльца не только отдельных родов, но и в пределах некоторых родов отмечается значительное разнообразие пыльцы видов (например, полиморфный и филогенетически неоднородный род *Salsola* L.). Составлен определитель пыльцы *Chenopodiaceae* для целей спорово-пыльцевого анализа, в основу которого положены количественные признаки пыльцевых зерен, а именно число и диаметр пор.

Имеются работы, посвященные палиноморфологии некоторых родов *Chenopodiaceae*, а также маревым отдельных географических районов и стран (McAndrews, Swanson, 1967; Uotila, 1974; Basset, Crompton, 1978; Ferreras, Pedrol, 1987; Cuadrado, 1993; Chung, Lee, 1995; Pinar, 1999; Мартынюк, 2000, 2002; Сухоруков, 2003, и др.).

Краткие сведения о пыльце отдельных родов и видов семейства встречаются в статьях разных авторов, как палинологов, так и систематиков (Заклинская, 1950, 1954; Tsukada, 1967; Frankton, Bassett, 1970; Архангельский, 1971; Сурова, 1975; Nowicke, 1975; Dvořák, Dadákova, Grull, 1983; Roy, Chanda, 1992, и др.).

Исследована ультраструктура экзины и пор пыльцевых зерен некоторых маревых (Roland, 1966, 1971; Skvarla, Nowicke, 1976; Nowicke, Skvarla, 1980; Pinar, Inceoğlu, 1999; Мартынюк, 2000, 2002).

Целью настоящего исследования являлось изучение пыльцы представителей всех триб сем. *Chenopodiaceae* в составе мировой флоры для уточнения и выделения новых морфологических признаков пыльцы, а также возможности их использования для целей систематики и пыльцевого анализа. Детальный анализ филогенетической значимости палиноморфологических признаков и методические рекомендации по практическому определению ископаемой пыльцы *Chenopodiaceae* рассмотрены нами ранее (Мосякин, Цымбалюк, 2005; Цимбалюк и др., 2005; Мосякін, Цимбалюк, 2006).

Материал и методика

Для палиноморфологических исследований были использованы гербарные материалы. Образцы пыльцы отобраны в гербариях Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (Киев, KW), Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург, LE), Миссурийского ботанического сада (Сент-Луис, Миссури, США; MO) и гербарии им. Дж. Такера Калифорнийского университета (Девис, Калифорния, США; DAV). Определение большинства изученных растений проверено или непосредственно выполнено С. Л. Мосякиным.

Морфологию пыльцевых зерен изучали в световом (СМ) и сканирующем электронном микроскопах (СЭМ). При подготовке препаратов были использованы два метода: общепринятый ацетолизный метод (Erdtman, 1952) и метод спиртовой фиксации (Wodehouse, 1935) с дальнейшим применением сафранина (модификация метода с использованием метиленовой зелени). Микрофотографии пыльцы сделаны на микроскопе Axioskop при увеличении ×1000. Скульптура поверхности мезопориумов и поровых мембран исследовалась с помощью СЭМ (JSM-35C). Материал наносили на специальные столики, фиксировали в 96%-ном этаноле и напыляли золотом в вакуумной установке. Микрофотографии пыльцевых зерен сделаны при увеличении ×4000, ×12000, их редактирование проведено с помощью программы Adobe Photoshop 5.5. Исследование проведено в Лаборатории электронной микроскопии Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины.

Нами исследованы пыльцевые зерна 180 видов из 75 родов сем. *Chenopodiaceae* (по системе Мосякін, 2003). При описании пыльцы использована существующая терминология (Куприянова, Алешина, 1972; Токарев, 2002).

Результаты исследований и обсуждение

По результатам исследований составлена общая характеристика пыльцы представителей сем. *Chenopodiaceae*.

Форма и очертание. По форме пыльцевые зерна сфероидальные, изредка продолговато-сфероидальные и многогранно-сфероидальные; в очертании округлые, округло-угловатые или угловатые, с волнистым или слабоволнистым краем.

Размеры. Пыльцевые зерна преимущественно средних размеров, реже мелкие, иногда крупные, их диаметр варьирует от 11.9 до 53.2 мкм. Наименьший диаметр (11.9—26.6 мкм) имеет пыльца всех видов *Anthochlamys* Fenzl, *Polycnemum* Dumort., *Dysphania* R. Br. emend. Mosyakin et Clemants, *Hablitzia* M. Bieb., *Oreobliton* Durieu, *Horaninowia anomala* (C. A. Mey.) Moq., *Girgensohnia oppositiflora* (Pall.) Fenzl и других; наибольший (26.6—53.2 мкм) — *Spinacia* L., *Microgynoecium* Hook. fil., *Bassia hyssopifolia* (Pall.) O. Kuntze, *B. hirsuta* (L.) Asch., *Kochia scoparia* (L.) Schrad., *K. laniflora* (S. G. Gmel.) Borbás, *K. prostrata* (L.) Schrad., *Halimocnemis sclerosperma* (Pall.) C. A. Mey., *Climacoptera crassa* (M. Bieb.) Botsch. и других.

Апертуры. По типу апертур пыльцевые зерна маревых многопоровые: поры равномерно расположены на поверхности оболочки. Число пор сильно варьирует. Наименьшее число пор (8—16) характерно для пыльцевых зерен рода *Polycnemum*, видов *Nitrophila occidentalis* (Nutt.) Moq., *Horaninowia anomala*, *Noea spinosissima* L., *Girgensohnia oppositiflora*, *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bunge; наибольшее (до 150) — для пыльцы родов *Spinacia*, *Microgynoecium*, *Bassia* All., *Kochia* Roth. и др.

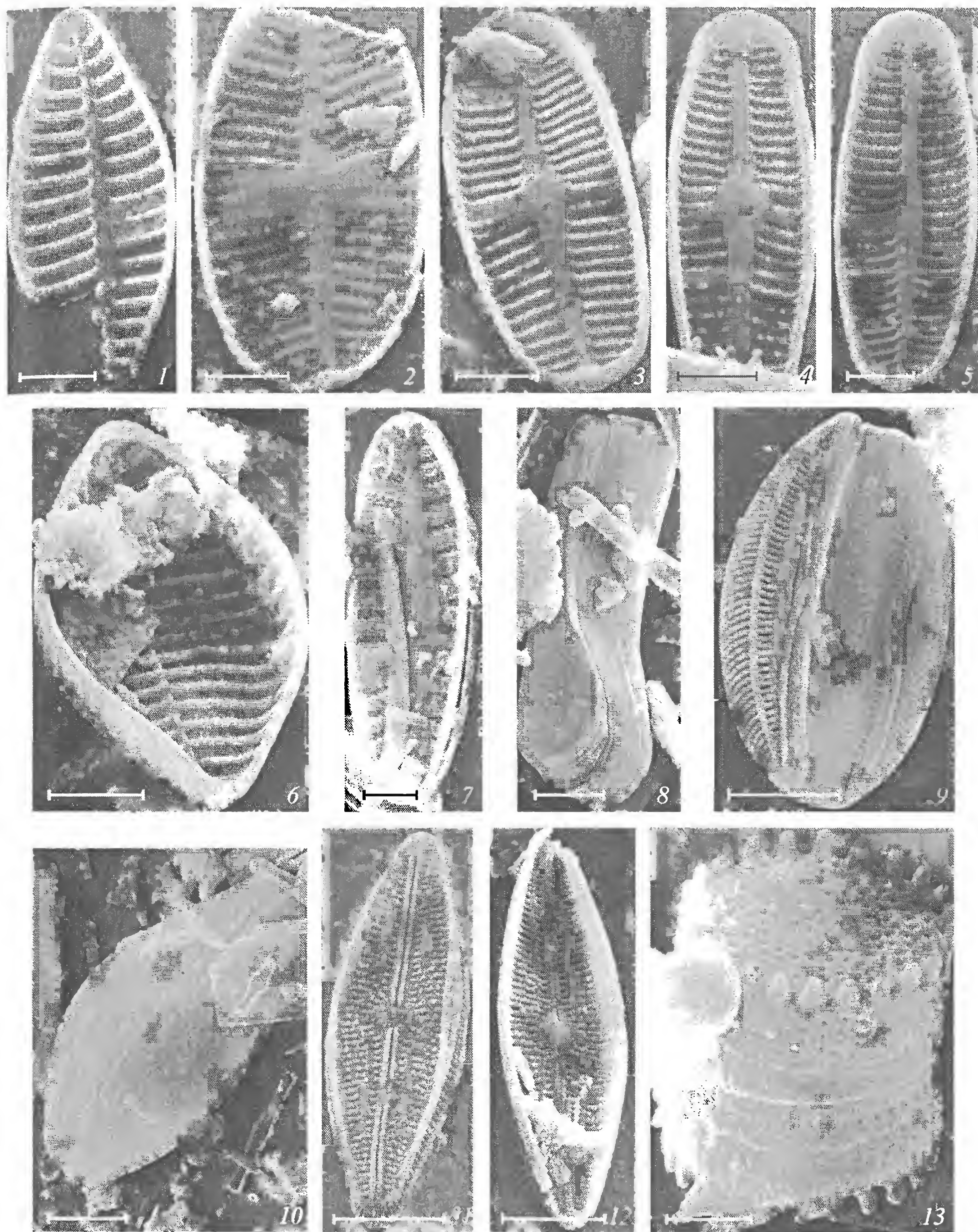


Таблица I. Электронные микрофотографии створок.

1 — *Achnanthes delicatula* subsp. *engelbrechtii*; *2* — *A. helvetica*; *3* — *A. lacus-vulcanii*; *4*, *5* — *A. saccula*; *6* — *Achnanthes* sp. 1; *7* — *Achnanthes* sp. 2; *8* — *Actinella* sp.; *9* — *Amphora* sp. 1; *10* — *Amphora* sp. 2; *11*, *12* — *Anomoeoneis brachysira*; *13* — *Aulacoseira subborealis*. *1*—*7*, *12* — створка с внутренней поверхности; *8*—*11*, *13* — створка с наружной поверхности. СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1*—*5*, *7* — 2; *6*, *11*—*13* — 5; *8*—*10* — 10.

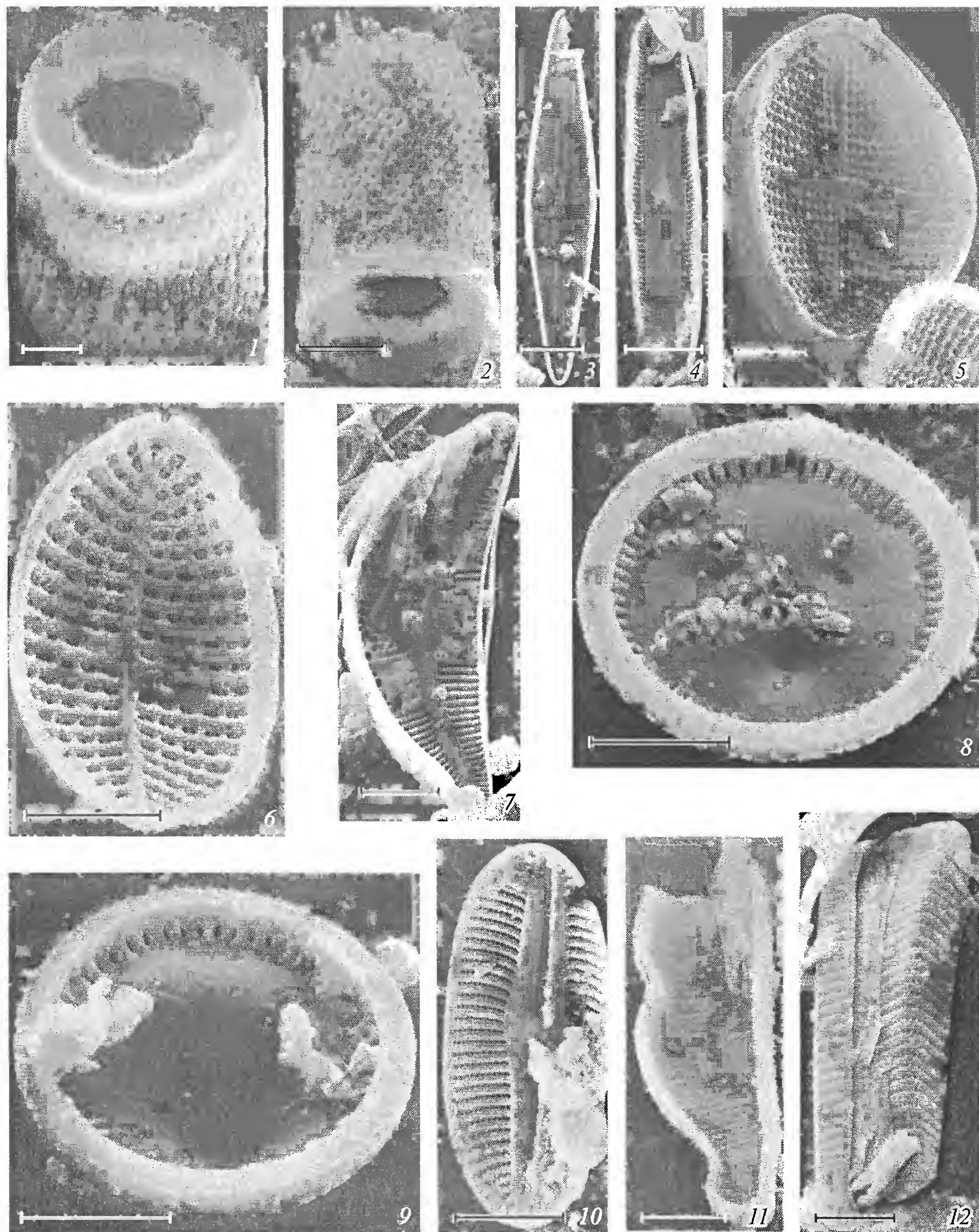


Таблица II. Электронные микрофотографии створок.

1 — *Aulacoseira* sp.; *2* — *A. valida*; *3* — *Brebissonia* sp.; *4* — *Caloneis* sp.; *5, 6* — *Cocconeis strauroneiformis*; *7* — *Cymbella proxima*; *8* — *Cyclotella tripartita*; *9* — *Cyclotelle* cf. *striata*; *10* — *Diploneis* cf. *pseudovalis*; *11* — *Eunotia diodon*; *12* — *Eunotia* sp. *1, 2* — загиб створки с наружной поверхности; *3, 4, 6—11* — створка с внутренней поверхности; *5, 12* — створка с наружной поверхности. СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1, 3* — 2; *2, 4—6, 8, 9* — 5; *7, 10—12* — 10.

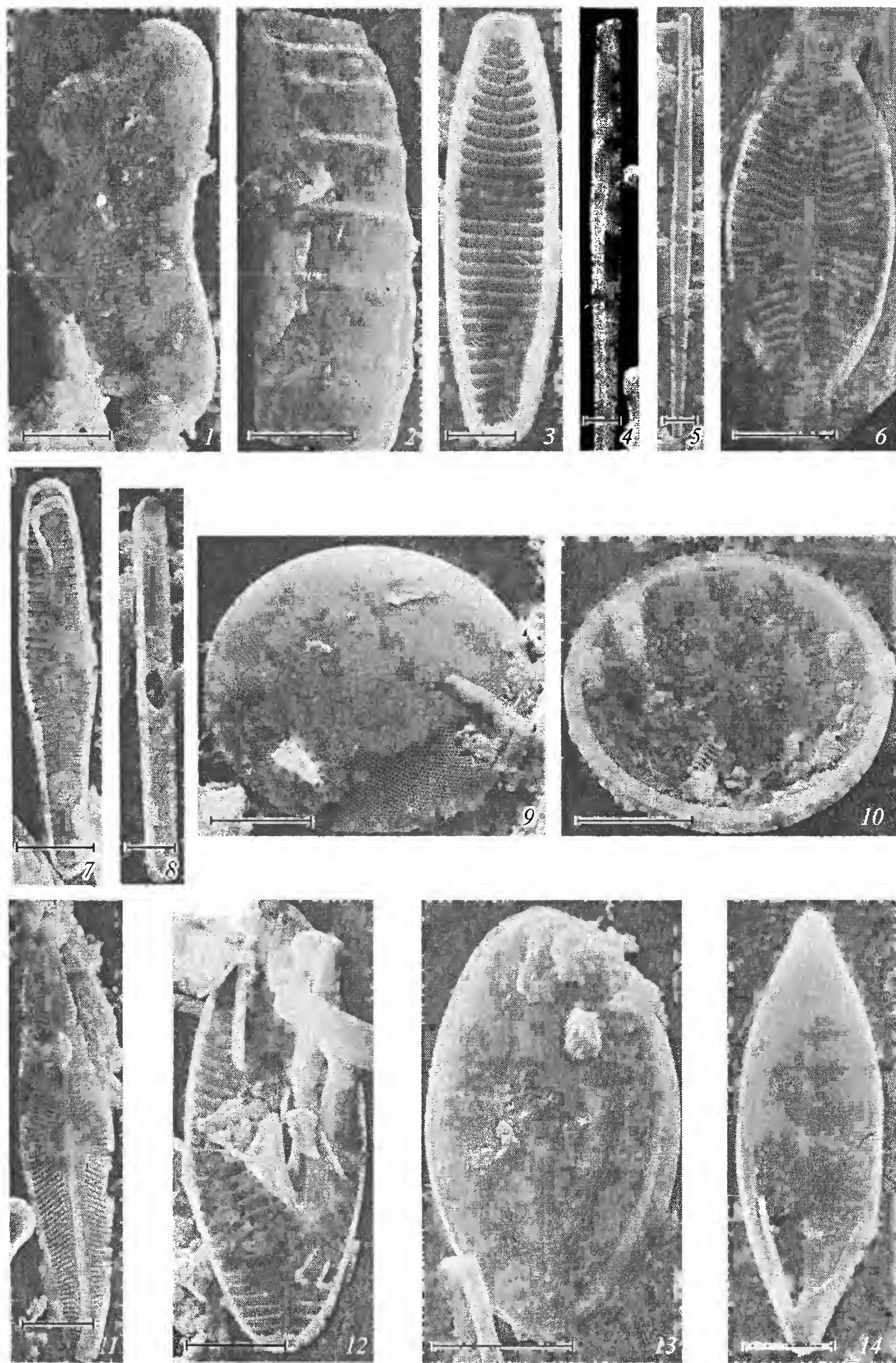


Таблица III. Электронные микрофотографии створок.

1 — *Eunotia triodon*; *2* — *E. serra* var. *diadema*; *3* — *Fragilaria exigua*; *4* — *F. nanana*; *5* — *F. pulchella*; *6* — *Geissleria decussis*; *7* — *Gomphonema clavatum*; *8* — *Gramnatophora* sp.; *9*, *10* — *Hialodiscus scoticus*; *11* — *Navicula bottnica*; *12* — *N. reinhardtii*; *13* — *Navicula* sp. 1; *14* — *Navicula* sp. 2. *1*, *2*, *4*, *9*, *13*, *14* — створка с наружной поверхности; *3*, *5*—*8*, *10*—*12* — створка с внутренней поверхности. СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *5*, *7*—*13* — 10; *3* — 2; *4*, *6*, *14* — 5.

К с. 396

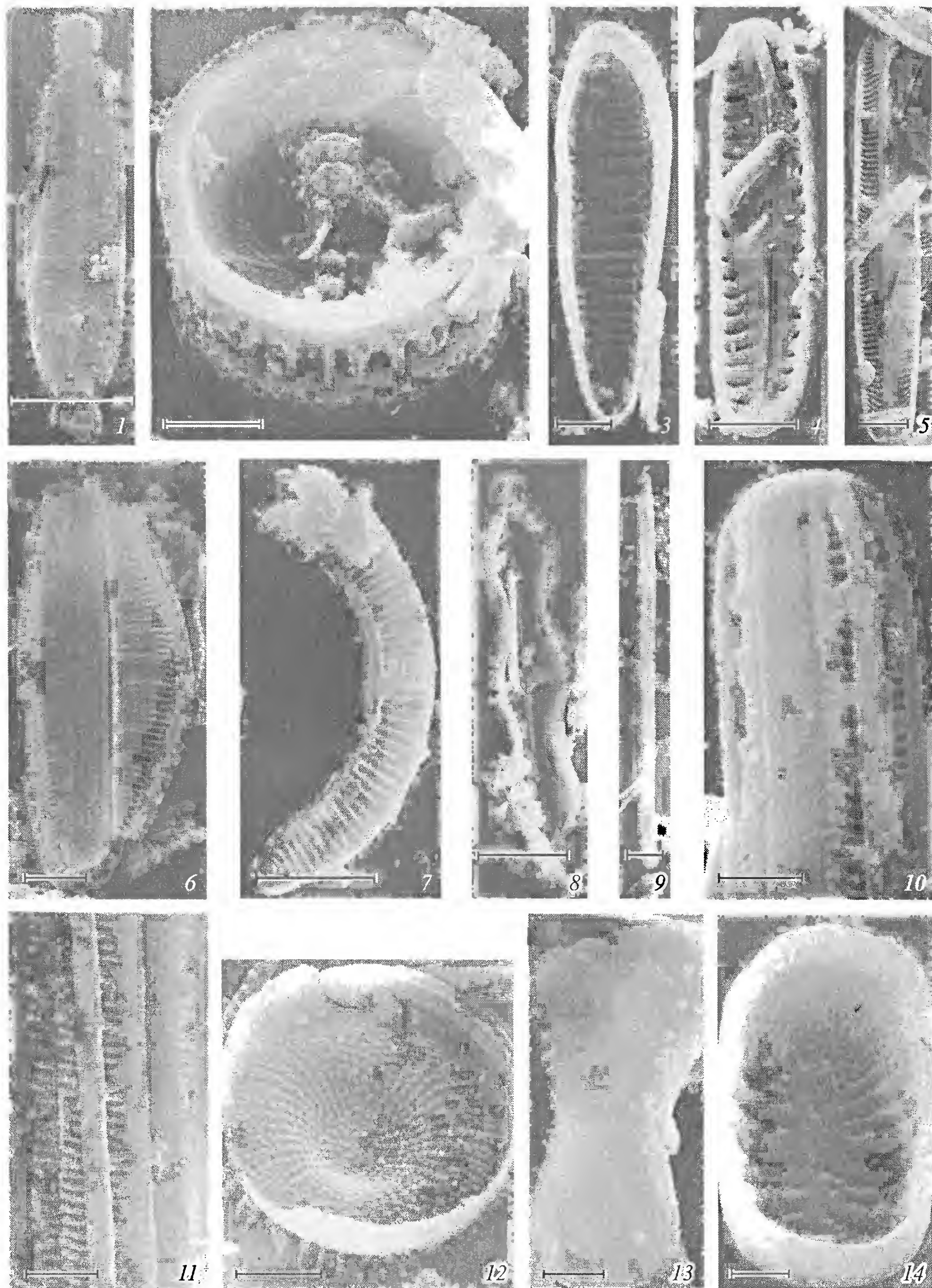
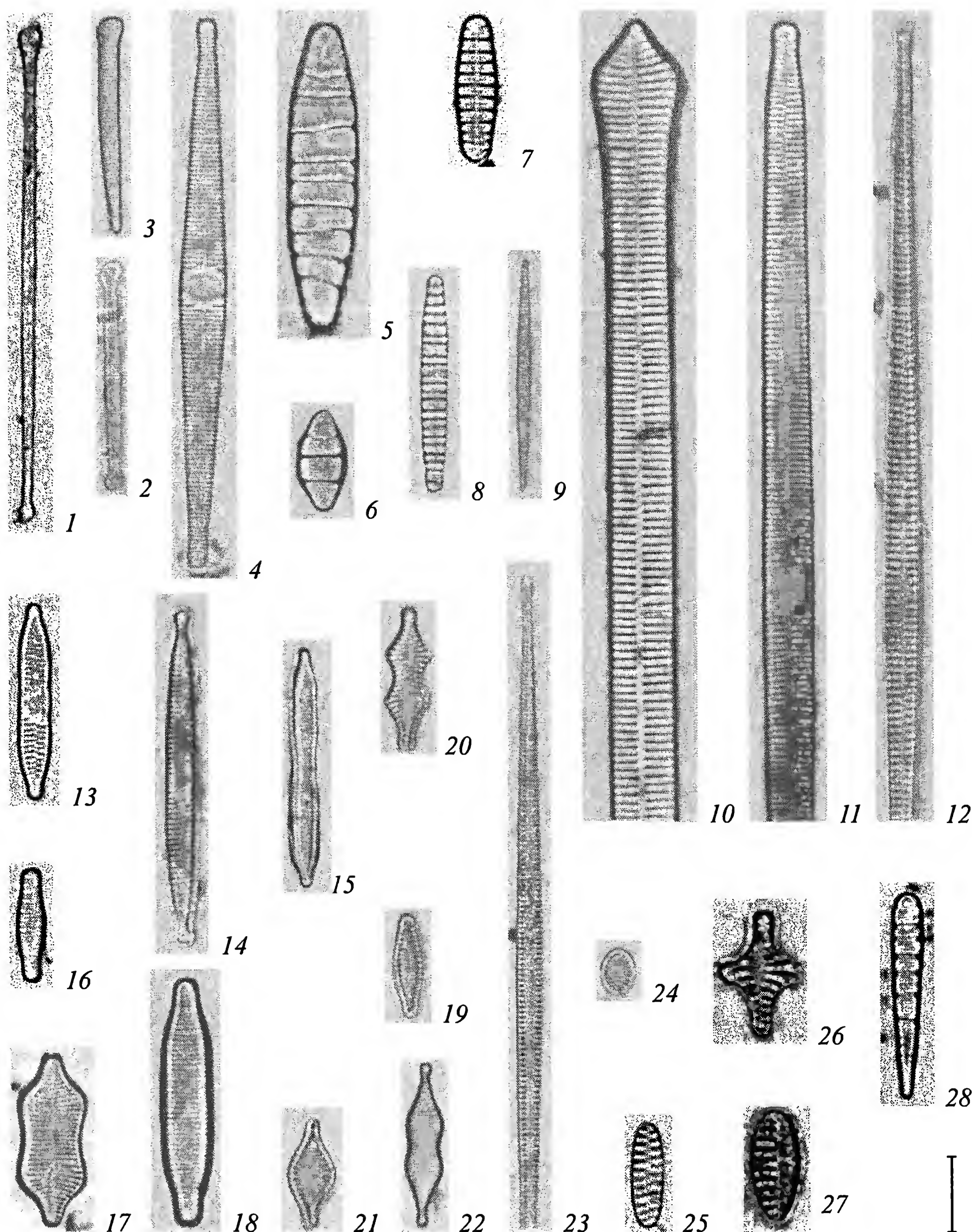


Таблица IV. Электронные микрофотографии створок.

1 — *Navicula* cf. *subtulissima*; *2* — *Paralia sulcata*; *3* — *Peronia fibula*; *4* — *Pinnularia lagerstedtii*; *5* — *P. subgibba*; *6* — *Rhopalodia* sp.; *7* — *Semiorbis hemicyclus; 8* — *Stauroneis legumen*; *9—11* — *Stenopterobia* cf. *curvula*; *12* — *Stephanodiscus alpinus*; *13* — *Tabellaria binalis* var. *binalis*; *14* — *Tabellovia* cf. *binalis* var. *elliptica*. *1*, *6*, *7*, *9—11*, *13* — створка с наружной поверхности; *2—5*, *8*, *12*, *14* — створка с внутренней поверхности. СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *4*, *6*, *12* — 5; *3*, *10*, *11* — 2; *5*, *7—9* — 10; *13*, *14* — 1.



Представители семейства *Fragilariaceae* (СМ).

1, 2 — *Asterionella formosa*; *3* — *A. ralfsii*; *4* — *Ctenophora pulchella*; *5* — *Diatoma hyemalis*; *6* — *D. mesodon*; *7* — *D. vulgaris* var. *vulgaris*; *8* — *D. tenuis*; *9* — *Fragilaria gracilis*; *10* — *F. dilatata*; *11* — *F. ulna*; *12* — *F. danica*; *13* — *F. vaucheriae* var. *vaucheriae*; *14* — *F. vaucheriae* var. *capitellata*; *15* — *F. capucina* var. *mesolepta*; *16* — *Fragilariforma bicapitata*; *17* — *F. constricta*; *18* — *F. virescens*; *19* — *Pseudostaurosira brevistriata*; *20* — *P. binodis*; *21* — *P. parasitica* var. *parasitica*; *22* — *P. parasitica* var. *subconstricta*; *23* — *Tabularia tabulata*; *24* — *Staurosirella venter*; *25* — *S. pinnata* var. *pinnata*; *26* — *S. leptostauron* var. *leptostauron*; *27* — *Martyana martyi*; *28* — *Meridion circulare* var. *circulare*. Масштабная линейка — 10 мкм.

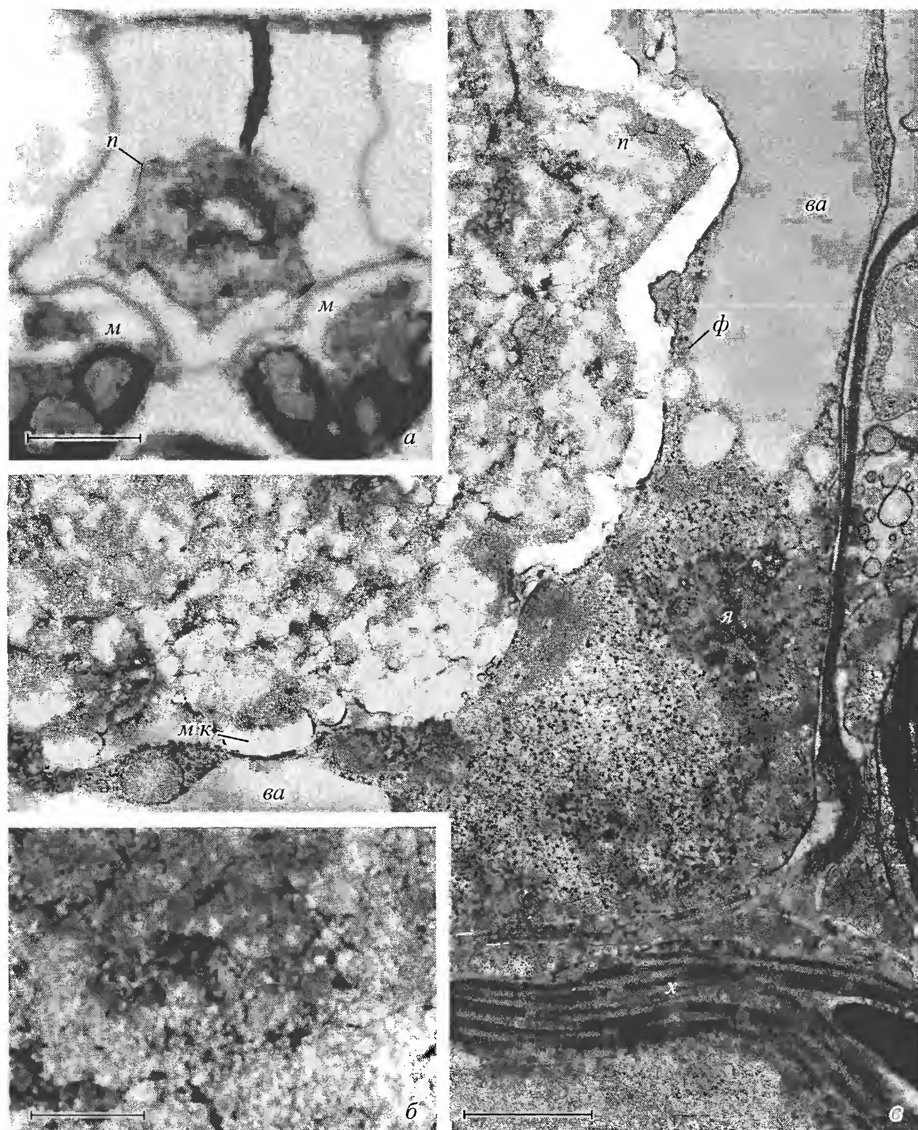


Таблица I. Закончившие рост литоциста и цистолит листа *Dendrocnide moroides*.

а — общий вид литоцисты (световой микроскоп), *б* — фрагмент цистолита до начала минерализации (электронный микроскоп), *в* — фрагмент цисты и цистолита в начале минерализации. *ва* — вакуоль, *м* — мезофилл, *м к* — место отложения карбоната, *п* — протуберанец, *ф* — цитоплазматический футляр, *х* — хлоропласт, *я* — ядрышко. Масштабные линейки, мкм: *а* — 10, *б* — 0.5, *в* — 1.7.

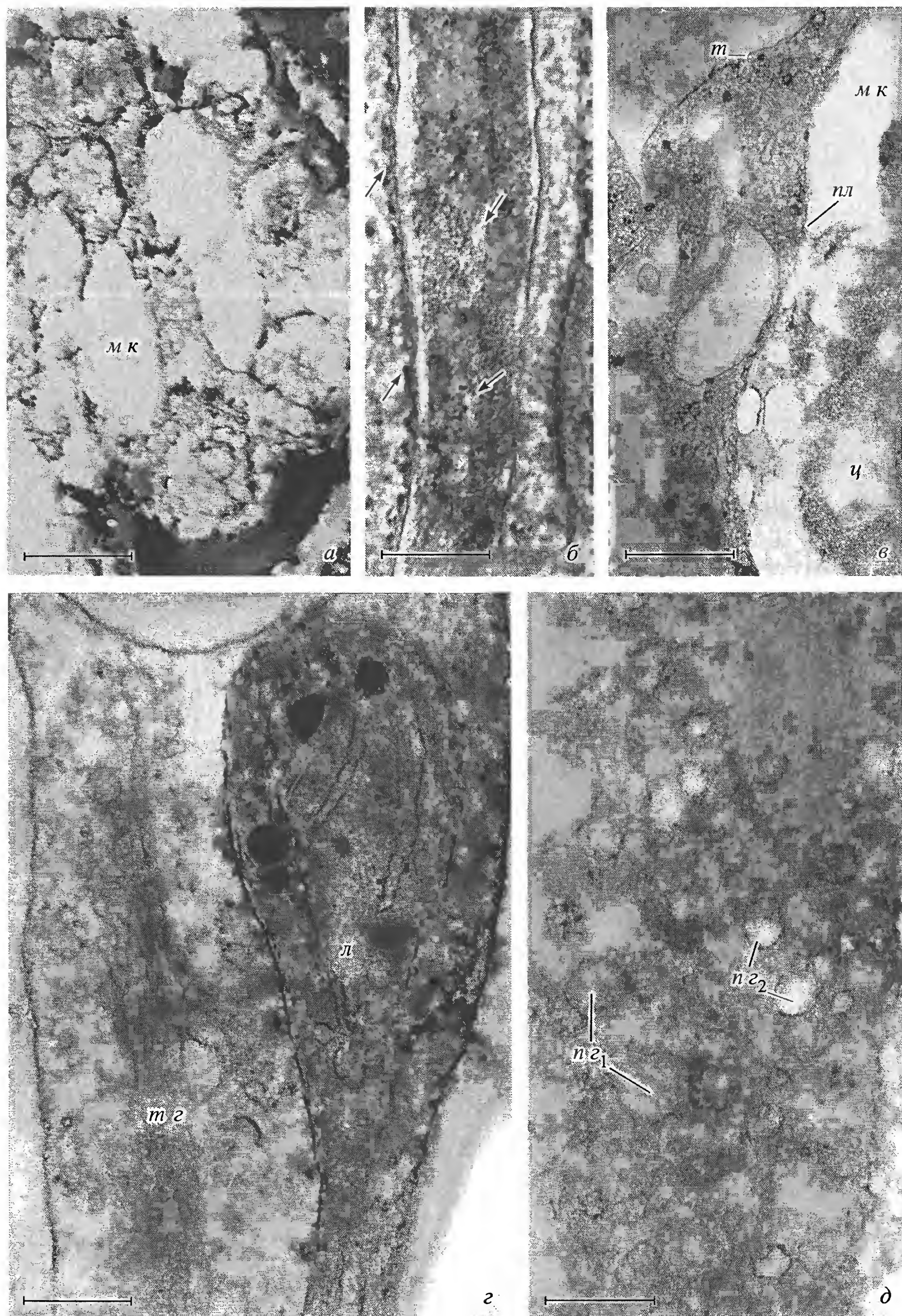


Таблица II. Фрагменты цист и цистолитов *Dendrocnide moroides*.

а — фрагмент минерализованного цистолита; *б* — разрушенная срединная пластинка (стрелки) в стенке между литоцистой и эпидермальной клеткой, кортикальные микротрубочки (стрелки) в цисте; *в* — фрагмент цистолита и его футляра; *г* — тельце Гольджи (*т г*) и лейкопласт (*л*); *д* — фрагмент футляра с 2 типами секреторных пузырьков (*пг*₁ и *пг*₂). *пл* — плазмалемма, *т* — тонопласт. Остальные обозначения те же, что и на табл. I. Масштабные линейки, мкм: *а* — 5, *б*—*д* — 0.5.

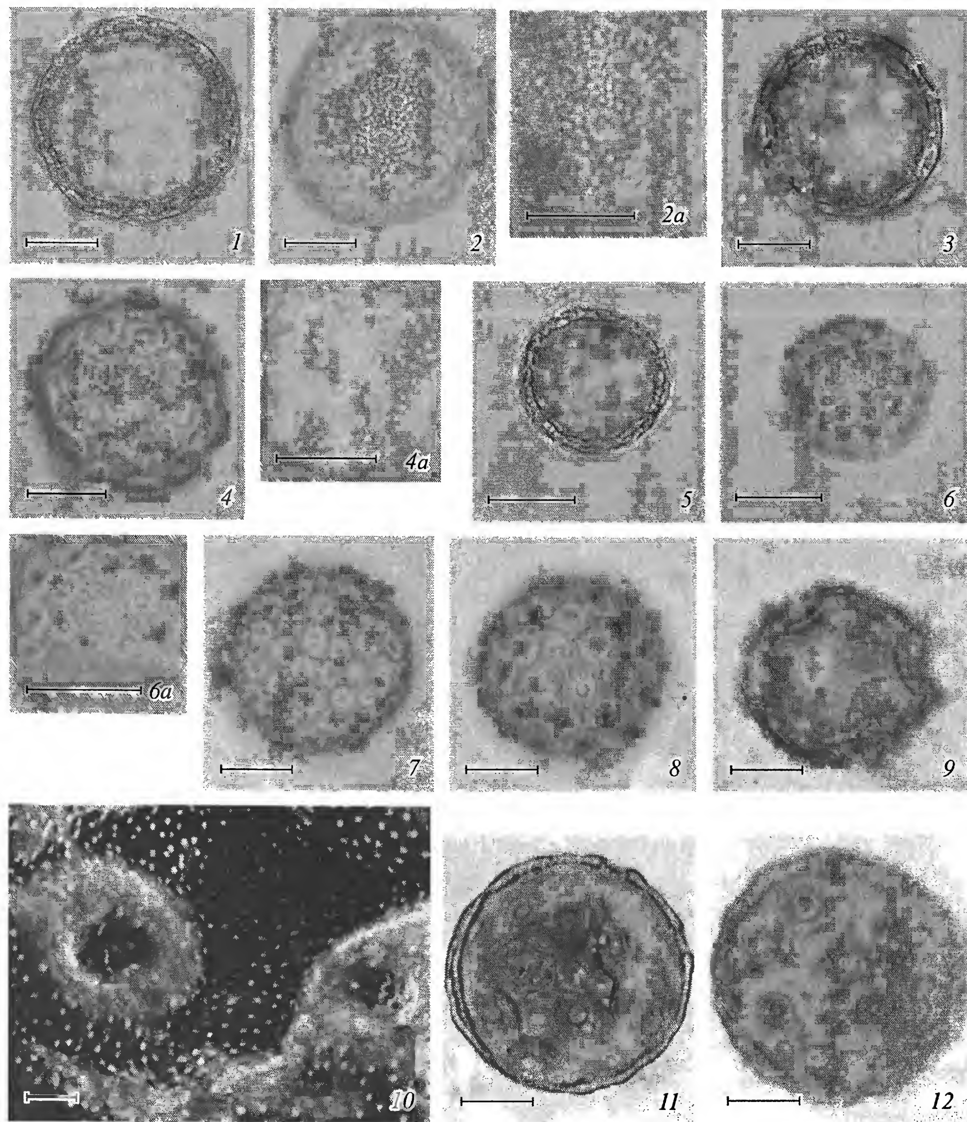


Таблица I. Пыльцевые зерна *Chenopodiaceae* (*1—9*) и *Sarcobataceae* (*10—12*).

1, 2, 2a — *Spinacia oleraceae*; *3, 4, 4a* — *Salsola tragus*; *5, 6, 6a* — *Suaeda salsa*; *7* — *Kochia scoparia*; *8* — *Atriplex oblongifolia*; *9* — *Climacoptera brachiata*; *10—12* — *Sarcobatus vermiculatus*; *2a* — крупноточечная текстура; *4a* — среднеточечная; *6a* — мелкоточечная. *1—9*, *11*, *12* — СМ; *10* — СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1—9*, *11*, *12* — 10; *10* — 1.

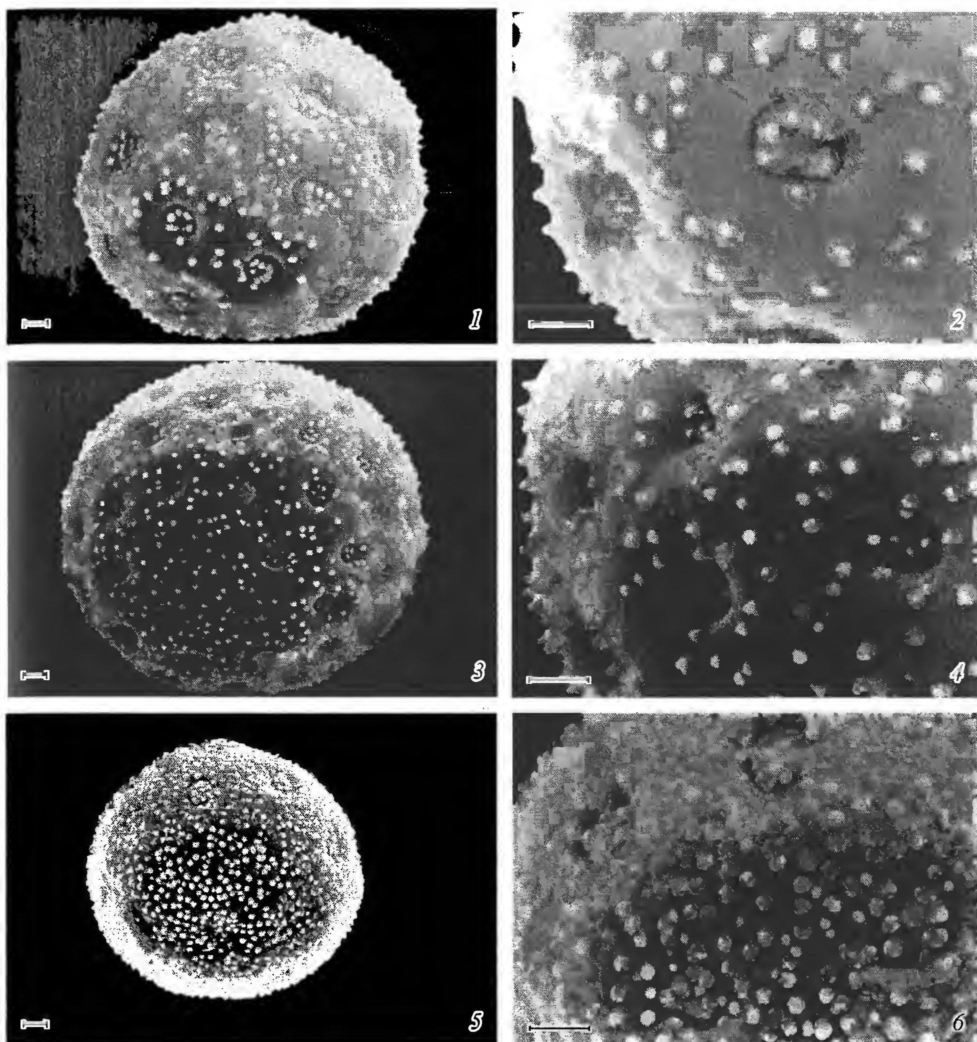


Таблица II. Общий вид пыльцевых зерен и крупношипиковая скульптура поверхности мезопориумов (СЭМ).

1, *2* — *Rhagodia baccata*; *3*, *4* — *Chenopodium bonus-henricus*; *5*, *6* — *Dysphania pumilio*. Масштабная линейка: *1*—*6* — 1 мкм.

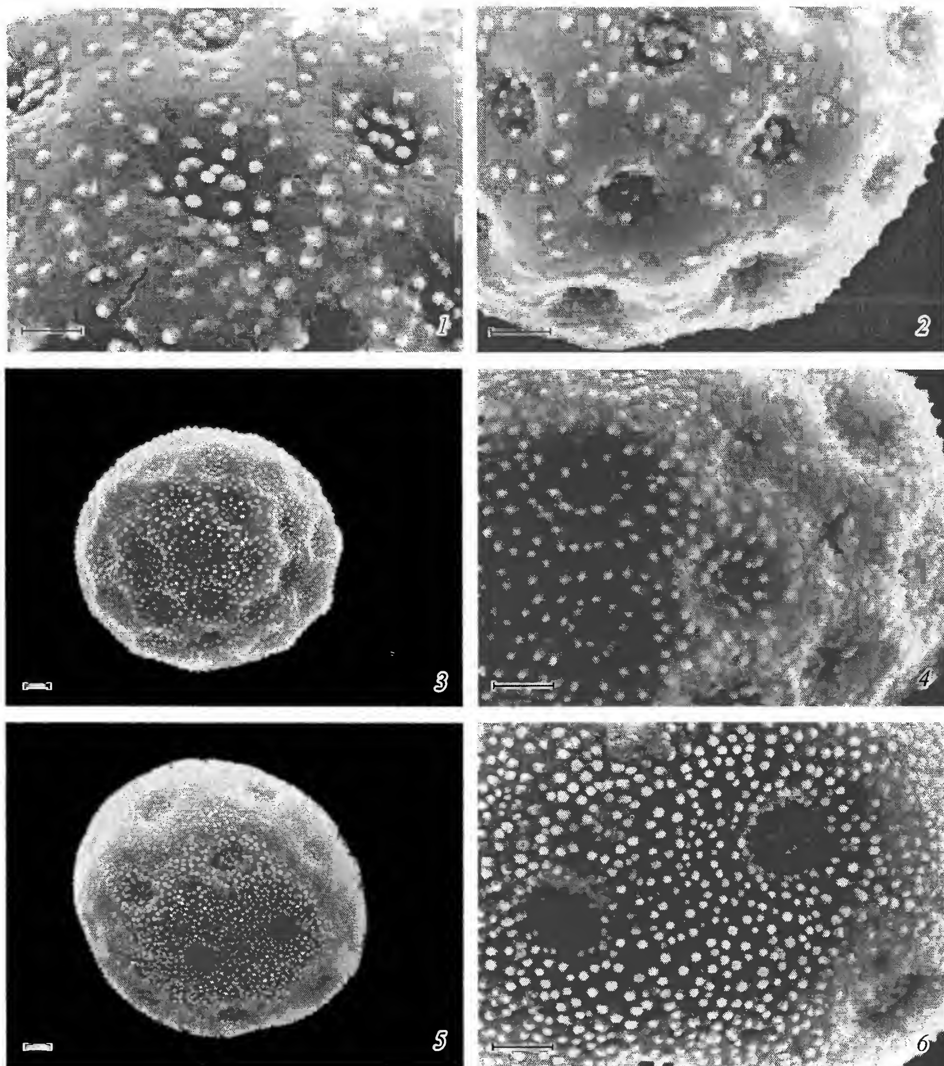


Таблица III. Общий вид пыльцевых зерен и мелкошипиковая скульптура поверхности мезопориумов (СЭМ).

1 — *Atriplex micrantha*; *2* — *Chenopodium novopokrovskyanum*; *3*, *4* — *Atriplex tatarica*; *5*, *6* — *Ceratocarpus arenarius*. Масштабная линейка: *1—6* — 1 мкм.

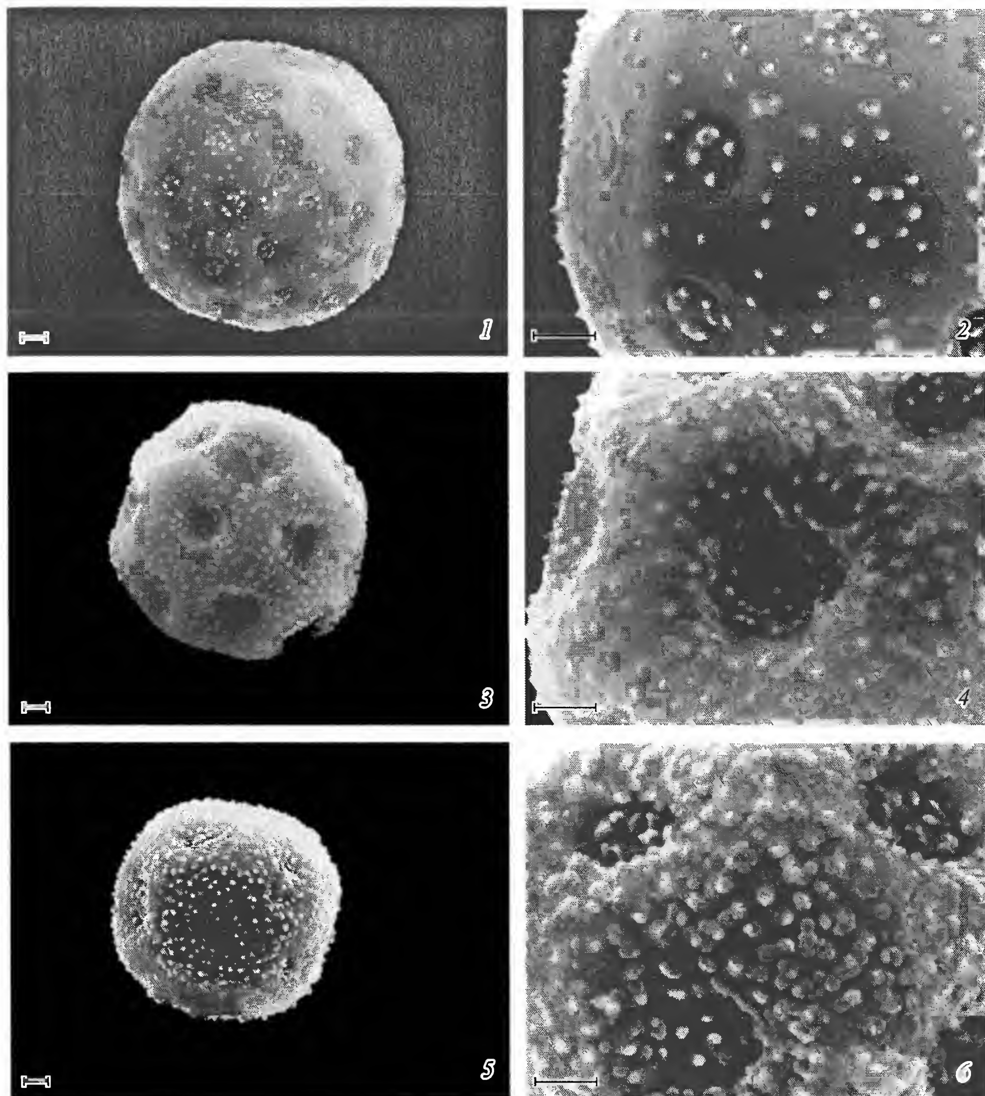


Таблица IV. Общий вид пыльцевых зерен и скульптура поверхности мезопориумов (СЭМ).

1, *2* — *Suaeda acuminata*; *3*, *4* — *Xylosalsola arbuscula*; *5*, *6* — *Dysphania littoralis*. *1*—*4* — ультрамелкошипиковая скульптура; *5*, *6* — разношипиковая скульптура. Масштабная линейка: *1*—*6* — 1 мкм.

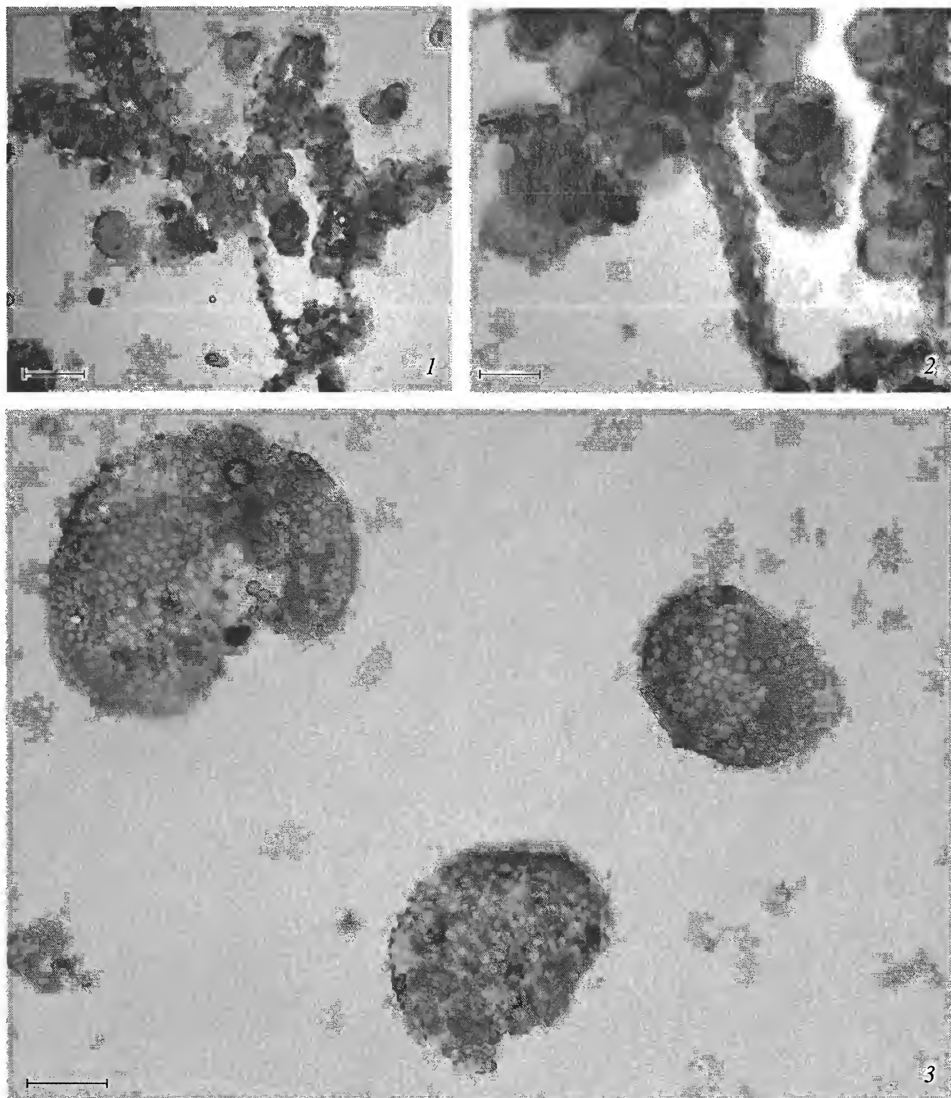


Таблица. *Frullania fragilifolia* (Taylor) Gottsche.

1, *2* — участки побегов; *3* — дорсальные лопасти листьев с оцеллами. Масштабные линейки: *1* — 0.5 мм, *2* — 1 мм, *3* — 100 мкм. Фото с образца собранного в Kotikallio, 2 VIII 1868, M. Brenner (H).

Очертание пор округлое, изредка вытянуто-овальное, четкое (табл. I, *2*, *2a*, *6*, *6a*) или нечеткое (табл. I, *4*, *4a*), иногда поры очень слабо очерчены (табл. I, *9*). При исследовании в СМ вокруг пор видна светлая, бесструктурная кольцевая зона, для которой введен термин «окантовка» (Моносзон, 1973). Четкость ее зависит в некоторой степени от погруженности пор. Когда поры довольно погруженные, окантовка четкая (табл. I, *2*, *2a*, *6*, *6a*, *7*, *8*), если они находятся на поверхности — нечеткая (табл. I, *4*, *4a*). У пыльцы отдельных представителей, в частности рода *Polycnemum*, видов *Horaninowia anomala*, *Noea spinosissima*, *Girgensohnia oppositiflora*, *Nanophyton erinaceum*, *Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch. (табл. I, *9*) и др., окантовка не видна. Л. А. Алешина (1972) описывает поры у пыльцы *Chenopodiaceae* как ободковые или со слабо заметным ободком. Однако при исследовании пыльцы в СЭМ не выявлено ни ободковых пор, ни ободка. Представленные в литературе срезы в районе апертур (Skvarla, Nowicke, 1976) также демонстрируют отсутствие ободка вокруг пор. Скорее всего, окантовка поры связана со стенкой канала поры. Четкий ободок мы обнаружили у пыльцы рода *Sarcobatus* Nees. (табл. I, *10*—*12*), который раньше относили к сем. *Chenopodiaceae*. Сейчас этот род выделен в самостоятельное сем. *Sarcobataceae* Behnke (Behnke, 1997).

Диаметр пор варьирует от 1.3 до 7.9 мкм: наименьший характеризует пыльцу представителей родов *Dysphania*, *Chenopodium* L., *Atriplex*, *Suaeda*, *Bassia*, *Kochia* и др., наибольший — родов *Polycnemum*, *Horaninowia*, *Noea*, *Girgensohnia*, *Nanophyton*, *Halimocnemis* C. A. Mey., *Climacoptera*.

Оболочка (спородерма) пыльцевых зерен *Chenopodiaceae* состоит из экзины и интины. Экзина от 1.2 до 3.3 мкм толщ., характеризуется единым покровно-столбиковым типом. Эктэкзина имеет трехслойное строение: покров, столбики и подстилающий слой (Skvarla, Nowicke, 1976; Nowicke, Skvarla, 1980). Покров достаточно толстый, варьирующий по толщине, пересечен тонкими редкими или иногда частыми перфорациями. Изредка на покрове наблюдаются мелкие, но отчетливые шипики. Столбики цилиндрические, значительно различаются толщиной, высотой и плотностью расположения у пыльцевых зерен разных видов. Толщина столбиков у пыльцевых зерен *Anabasis aphylla* L., *Haloharis hispida* Bunge, *Aellenia glauca* (M. Bieb.) Aellen, *Beta trigyna* Waldst. et Kit. и *B. vulgaris* L. составляет 0.1—0.4 мкм (Skvarla, Nowicke, 1976; Nowicke, Skvarla, 1980). У пыльцы отдельных видов рода *Chenopodium* (Pinar, Inceoğlu, 1999) — от 0.2 до 0.4 мкм. Подстилающий слой образован расширенными основаниями столбиков, примыкающими друг к другу, в 2—3 раза тоньше покрова. Заметна граница между эктэкзиной и эндэкзиной (Skvarla, Nowicke, 1976; Nowicke, Skvarla, 1980; Pinar, Inceoğlu, 1999). Эндэкзина в 2 раза тоньше подстилающего слоя или иногда превышает его по толщине. Близ апертур эндэкзина утолщается.

При исследовании в СМ в экзине можно различить покров, столбики и в виде единого слоя — подстилающий слой и эндэкзину. Интина тоньше экзины, реже равна ей по толщине.

Текстура экзины. Для пыльцы *Chenopodiaceae* характерна точечная текстура экзины, представленная проекцией столбиков. Так, толстые столбики проектируются крупными точками, столбики средней толщины — средними и тонкие — мелкими. Таким образом, пыльца *Chenopodiaceae* характеризуется тремя подтипами текстуры: крупноточечным (табл. I, *2a*), среднеточечным (табл. I, *4a*) и мелкоточечным (табл. I, *6a*). В зависимости от плотности расположения столбиков под покровом точки могут быть редкими или частыми (Цимбалюк и др., 2002). Полученные нами данные согласуются с результатами других исследователей (Skvarla, Nowicke, 1976; Nowicke, Skvarla, 1980; Pinar, Inceoğlu, 1999).

С к у л ь п т у р а   п о в е р х н о с т и   м е з о п о р и у м о в. Основные элементы скульптуры поверхности пыльцевых зерен *Chenopodiaceae* трудно различимы в СМ и поэтому при ее описании указывалось, что скульптура отсутствует (Алешина, 1972) или поверхность экзины гладкая (Моносзон, 1973). Однако исследование в СЭМ выявило шипиковатый характер скульптуры, что имеет таксономическое значение. Шипики разные по размерам, форме и расположению на поверхности. Для скульптуры, которую формируют шипики почти одинаковых размеров, мы выделили три подтипа: крупношипиковый (диаметр основания шипиков составляет 0.2—0.4 мкм, а высота — 0.15—0.3 мкм) (табл. II, *1—6*); мелкошипиковый (соответственно 0.1—0.2, 0.15—0.2 мкм) (табл. III, *1—6*); ультрамелкошипиковый (соответственно от 0.05—0.2 до 0.1 мкм) (табл. IV, *1—4*). Скульптура, которую формируют шипики разных размеров, выделена в разношипиковый подтип (соответственно 0.05—0.4, 0.1—0.3 мкм) (табл. IV, *5*, *6*) (Мосякiн, Цимбалюк, 2004; Цимбалюк, 2005). Шипики конические, с притупленной или заостренной верхушкой, расположены на расстоянии 0.1—1.3 (1.5) мкм друг от друга более или менее равномерно, изредка неравномерно. У пыльцы *Dysphania aristata* (L.) Mosyakin et Clemants, *Atriplex aucheri* Moq., *A. patula* L., *A. micrantha* C. A. Mey. (табл. III, *1*), *Corispermum nitidum* Kit. ex Schult., *C. marschallii* Steven и др., по всей вероятности, наблюдаются мелкие перфорации. У *Polycnemum majus* A. Braun, *Anthochlamys afghanica* Podlech они расположены вокруг пор.

Скульптура поверхности поровых мембран также представлена шипиками разных размеров. Выделено два подтипа скульптуры: разношипиковый (диаметр основания шипиков составляет 0.05—0.4 мкм), ультрамелкошипиковый (0.05—0.1 мкм). Иногда на поровой мембране видны фрагменты эктэкзины, на которых расположено по одному или несколько шипиков (*Corispermum*). У большинства родов поверхность поровых мембран разношипиковая. Для пыльцы трибы *Camphorosmeae* и некоторых представителей *Salsoleae* (*Salsola*, *Caroxylon* Thunb., *Climacoptera*) характерна ультрамелкошипиковая скульптура: шипики почти одинаковые по размерам, расположены более или менее равномерно. Число их варьирует от 3 до 80 у пыльцы разных видов.

При определении ископаемой пыльцы очень важно разграничить скульптуру и текстуру. Эти признаки положены нами в основу нового определителя пыльцы маревых (на примере флоры Украины), на основании которых выделены 9 групп. Определение проводится до группы и подгруппы (по числу пор) с дальнейшим сопоставлением комплекса признаков пыльцы определенного вида с пыльцой других видов (Tsymbalyuk et al., 2005; Цимбалюк и др., 2005).

Значение палиноморфологических признаков для систематики сем. *Chenopodiaceae*

Палиноморфологические данные, полученные в процессе исследования всех триб *Chenopodiaceae*, позволяют сопоставить их с систематическим делением семейства. Пыльцевые зерна представителей трибы *Polycnemeae* Dumort. выделяются многогранно-сфероидальной формой, округло-угловатыми и угловатыми очертаниями, мелкими размерами по сравнению с пыльцой других триб, наименьшим числом (8—14) крупных, довольно погруженных пор, ультрамелкошипиковой скульптурой с редкими шипиками. Наличие такого комплекса признаков указывает на изолированное положение трибы *Polycnemeae* (Цимбалюк, 2005).

Триба *Beteae* Moq. по своему положению в сем. *Chenopodiaceae* является базальной. Монотипные роды *Acroglochin* Schrad. ex Schult., *Hablitzia*, *Oreobliton*,

Aphanisma Nutt. ex Moq., входящие в состав этой трибы, отличаются по ряду палиноморфологических признаков. Прежде всего, по скульптуре, числу пор, а также по размерам, очертанию и текстуре. Данные морфологии пыльцы подтверждают выделение в роде *Beta* секций *Beta* и *Corollinae* Transch. Пыльцевые зерна секции *Beta* характеризуются мелкошипиковой скульптурой, в то время как у пыльцы секции *Corollinae* она крупношипиковая (Цимбалюк, 2004; Цимбалюк, Мосякін, 2005; Tsymbalyuk, Mosyakin, 2006).

Трибы *Chenopodieae* и *Atripliceae* C. A. Mey. очень сходны по палиноморфологическим признакам. Среди родов этих триб наиболее гетерогенным является род *Dysphania*, у пыльцевых зерен которого обнаружены все из описанных для семейства подтипы скульптуры. В этом роде такие признаки пыльцы, как скульптура поверхности мезопориумов и число пор, подтверждают выделение отдельных секций и некоторых подсекций (Цымбалюк, Мосякин, 2004; Мосякін, Цимбалюк, 2004). Пыльца родов *Rhagodia* R. Br., *Suckleya* A. Gray, *Microgynoecium*, *Exomis* Fenzl ex Moq., *Graya* Hook. et Arn. и др. также отличается по ряду признаков, а именно скульптуре, текстуре, очертанию и числу пор.

К особому типу принадлежат пыльцевые зерна рода *Anthochlamys* трибы *Corispermeae* Moq. Они имеют крупные, погруженные поры в числе 12—18 и узкие мезопориумы. Шипики на мезопориумах расположены в виде более или менее ровного ряда (*A. polygaloides* (Fisch. et Mey.) Fenzl и *A. turcomanica* Iljin) или в неровных рядах (*A. afghanica* Podlech, *A. multinervis* Aellen и *A. rechingeri* Aellen). Такие признаки отсутствуют у пыльцевых зерен других представителей *Chenopodiaceae*, в том числе у близких к *Anthochlamys* родах этой трибы *Corispemum* и *Agriophyllum* M. Bieb., которой присущи ультрамелкошипиковая скульптура с частыми шипиками и большее число пор (26—60) (Мосякін, Цимбалюк, 2002).

Основными сходными палиноморфологическими признаками триб *Camphorosmeae* Endl. и *Sclerolaeneae* A. J. Scott являются средние и крупные размеры, большое и сильно варьирующее число пор (52—150), ультрамелкошипиковая скульптура, частые с заостренной верхушкой шипики. По палиноморфологическим данным эти трибы представляются довольно однородными.

Триба *Salsoleae* Moq. самая крупная в сем. *Chenopodiaceae*, насчитывающая 32 рода. Изученные нами 24 рода характеризуются пыльцевыми зернами с ультрамелкошипиковой скульптурой, частыми с заостренной верхушкой шипиками, варьирующим числом пор (8—74) и разными очертаниями. В этой трибе выделяются гомогенные группы родов, например *Ofaiston* Rafin., *Salsola*, *Caroxylon*, *Sympegma* Bunge и др., *Arthrophytum* Schrenk, *Anabasis* L. и др. Полученные результаты указывают на сходство пыльцевых зерен этой трибы с пыльцой триб *Camphorosmeae* и *Sclerolaeneae* по характеру скульптуры.

В трибе *Suaedeae* Moq. два рода (*Suaeda* и *Borsczowia* Bunge) проявляют сходство в характере скульптуры и числе пор (46—82). Пыльца рода *Bienertia* Bunge ex Boiss. отличается меньшим числом пор (24—30), ультрамелкошипиковой скульптурой и редкими с притупленной верхушкой шипиками. Для пыльцы рода *Alexandra* Bunge характерна мелкошипиковая скульптура.

Пыльцевые зерна триб *Halopeplideae* Ulbr. и *Salicornieae* Dumort. характеризуются сходным числом пор (23—62), ультрамелкошипиковой скульптурой, шипиками с притупленной верхушкой. По палиноморфологическим данным наиболее сходным с представителями этих триб является род *Bienertia* трибы *Suaedeae*.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют, что трибы, выделенные на основе морфологических, фитогеографических (Мосякін, 2003) и молекулярно-филогенетических данных (Kadereit et al., 2003), характеризуются опреде-

ленными палиноморфологическими комплексами признаков. Особенности строения пыльцы подтверждают выводы о наиболее обособленном базальном положении триб *Polycnemeae* и *Beteae*, а также о родственных связях трибы *Chenopodieae* с трибой *Atripliceae*, *Suaedeae* с *Halopeplideae* + *Salicornieae*, *Salsoleae* с *Camphorosmeae* + *Sclerolaeneae*.

Выводы

В результате исследования пыльцевых зерен сем. *Chenopodiaceae* уточнены их основные признаки, а именно форма, очертание, размеры, число пор и текстура экзины. Впервые установлены 4 подтипа скульптуры поверхности мезопориумов: разношипиковый, крупношипиковый, мелкошипиковый и ультрамелкошипиковый. Важными диагностическими признаками, выявленными в СЭМ, являются форма и расположение шипиков на поверхности мезопориумов. Особенности пыльцевых зерен можно использовать для целей систематики при подразделении сем. *Chenopodiaceae* на отдельные трибы, группы родов, а иногда роды, секции и подсекции. Скульптуру поверхности мезопориумов впервые предлагаем использовать при определении ископаемых пыльцевых зерен *Chenopodiaceae* при проведении спорово-пыльцевого анализа. Среди признаков пыльцы, которые были известны, но не использовались как существенные для целей систематики и спорово-пыльцевого анализа, является текстура экзины.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность С. Л. Мосякину и Л. Г. Безусько (Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, г. Киев), а также В. Ф. Тарасевич (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, г. С.-Петербург) за ценные советы при написании статьи. Автор искренне признательна кураторам гербариев (KW, LE, MO, DAV) за разрешение отобрать образцы пыльцы и содействие в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алешина Л. А. Сем. *Chenopodiaceae* Vent. — маревые // Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Л., 1972. Т. 1. С. 90—98.

Архангельский Д. Б. Палинотаксономия *Thymelaeaceae* s. l. // Морфология пыльцы. Л., 1971. С. 104—234.

Заклинская Е. Д. Морфологическое описание пыльцы травянистых и некоторых кустарниковых растений по семействам // Пыльцевой анализ. М., 1950. С. 286—355.

Заклинская Е. Д. Морфология пыльцы некоторых видов пустынных растений // Пустыни СССР и их освоение. М.; Л., 1954. С. 602—628.

Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Л., 1972. Т. 1. 170 с.

Мартинюк О. О. Паліноморфологія роду *Corispermum* L. (*Chenopodiaceae*) // Вивчення онтогенезу рослин природних і культурних флор у ботанічних закладах і дендропарках Євразії. Матер. 12 Міжнар. наук. конф. Полтава, 2000. С. 203—205.

Мартинюк О. О. Паліноморфологія родини *Amaranthaceae*: Дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2002. 132 с.

Моносзон М. Х. Описание пыльцы видов семейства маревых, произрастающих на территории СССР (для целей пыльцевого анализа) // Тр. Геогр. ин-та АН СССР. Матер. по геоморф. и палеогеогр. СССР. 1952. Т. 52. Вып. 7. С. 127—196.

Моносзон М. Х. Определитель пыльцы видов семейства маревых (пособие по спорово-пыльцевому анализу). М., 1973. 96 с.

Мосякін С. Л. Систематика, фітогеографія та генезис родини *Chenopodiaceae* Vent.: Дис. ... д-ра біол. наук. Київ, 2003. 525 с.

Мосякін С. Л., Цимбалюк З. М. Новий тип пилку у родині *Chenopodiaceae* Vent. // Укр. бот. журн. 2002. Т. 59. № 2. С. 159—163.

Мосякін С. Л., Цимбалюк З. М. Паліноморфологічні особливості роду *Dysphania* R. Br. emend. Mosyakin et Clemants (*Chenopodiaceae* Vent.) // Укр. бот. журн. 2004. Т. 61. № 6. С. 3—13.

Мосякин С. Л., Цымбалюк З. Н. Предварительный филогенетический анализ палиноморфологических особенностей представителей семейства *Chenopodiaceae* Vent. // XI Всерос. палинолог. конф. «Палинология: теория и практика». М., 2005. С. 172—173.

Мосякін С. Л., Цимбалюк З. М. Філогенетичне значення паліноморфологічних особливостей представників родини *Chenopodiaceae* Vent. // Укр. бот. журн. 2006. Т. 63. № 4. С. 502—514.

Сурова Т. Г. Электронно-микроскопическое исследование пыльцы и спор растений. М., 1975. 87 с.

Сухоруков А. П. Систематика и хорология видов рода *Atriplex* L s. l. (*Chenopodiaceae*), произрастающих в России и сопредельных государствах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 24 с.

Токарев П. И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. М., 2002. 51 с.

Цимбалюк З. М. Морфологічні особливості пилкових зерен роду *Polycnemum* L. (*Chenopodiaceae* Vent.) // Укр. бот. журн. 2005. Т. 62. № 2. С. 235—242.

Цимбалюк З. М. Паліноморфологія представників родини *Chenopodiaceae* Vent. (для цілей систематики й спорово-пилкового аналізу): Дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2005. 320 с.

Цимбалюк З. М. Паліноморфологічні особливості представників роду *Beta* L. (*Chenopodiaceae* Vent.) // Актуальні проблеми ботаніки та екології: Матер. конф. молод. вчених-ботаніків. Канів, 2004. Вип. 9. С. 80—81.

Цимбалюк З. М., Мосякін С. Л. Морфологія пилкових зерен роду *Beta* L. (*Chenopodiaceae* Vent.) // Актуальні проблеми ботаніки та екології. Київ, 2005. Вип. 1. С. 88—92.

Цимбалюк З. М., Безусько Л. Г., Мосякін С. Л. Паліноморфологія деяких бур'янових видів роду *Chenopodium* L. (*Chenopodiaceae*) флори України // Наук. зап. Нац. ун-ту Києво-Могилянська Академія. Спец. вип. 2002. С. 431—434.

Цымбалюк З. Н., Мосякин С. Л. Морфологические особенности пыльцы рода *Dysphania* R. Br. emend. Mosyakin et Clemants (*Chenopodiaceae* Vent.) в связи с новой системой рода // Фундаментальные проблемы ботаники и ботанического образования: традиции и перспективы. М., 2004. С. 80—81.

Цимбалюк З. М., Мосякін С. Л., Безусько Л. Г. Нові підходи у розробці визначника пилку лободових для цілей пилкового аналізу (таксони флори України) // Наук. зап. Нац. ун-ту Києво-Могилянська Академія. Біологія та екологія. 2005. С. 19—25.

Basset I. J., Crompton C. W. The genus *Suaeda* (*Chenopodiaceae*) in Canada // Can. J. Bot. 1978. Vol. 56. P. 581—591.

Behnke H.-D. Sarcobataceae — a new family of *Caryophyllales* // Taxon. 1997. Vol. 46. P. 495—507.

Chung Y., Lee S. Pollen morphology of some Korean *Chenopodiaceae* // Kor. J. Pl. Tax. 1995. Vol. 25. N 4. P. 255—276.

Cuadrado G. A. Granos de polen de *Chenopodiaceae* del Nordeste Argentino, géneros *Atriplex*, *Chenopodium*, *Holmbergia*, *Salicornia* y *Suaeda* // Bol. Soc. Argent. Bot. 1993. Vol. 29. N 1—2. P. 15—23.

Dvořák F., Dadakova B., Grull F. A contribution to the study of *Chenopodium album* agg. // Folia Geobot. Phytotax. (Praha). 1983. Vol. 18. P. 29—44.

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p.

Ferreras C. G., Pedrol J. Estudio palinologico del género *Suaeda* (*Chenopodiaceae*) en la Peninsula Iberica e Islas Baleares // Anal. Jard. Bot. Madrid. 1987. Vol. 44. N 2. P. 275—283.

Frankton C., Bassett I. J. The genus *Atriplex* (*Chenopodiaceae*) in Canada. II. Four native western annuals: *A. argentea*, *A. truncata*, *A. powellii* and *A. dioica* // Can. J. Bot. 1970. Vol. 48. P. 981—989.

Kadereit G., Borsch T., Weising K., Freitag H. Phylogeny of *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae* and the evolution of C_4-photosynthesis // Int. J. Pl. Sci. 2003. Vol. 164. N 6. P. 959—986.

McAndrews J. H., Swanson A. R. The pore number of periporate pollen with special references to *Chenopodium* // Rev. Palaeobot. Palynol. 1967. Vol. 3. P. 105—117.

Nowicke J. W. Pollen morphology in the order *Centrospermae* // Grana. 1975. Vol. 15. P. 51—77.

Nowicke J. W., Skvarla J. J. Pollen morphology: The potential influence in higher order systematics // Ann. Missouri Bot. Gard. 1980. Vol. 66. P. 633—700.

Pinar N. M. Pollen morphology of some Turkish *Chenopodiaceae* // OT Sistematik Botanik Dergisi. 1999. Vol. 6. N 2. P. 35—44.

Pinar N. M., Inceoğlu Ö. Pollen morphology of Turkish *Chenopodium* L. (*Chenopodiaceae*) // Turk. J. Bot. 1999. Vol. 23. P. 179—186.

Roland F. Étude de l'ultrastructure des apertures: pollens à pores // Pollen et Spores. 1966. Vol. 8. N 3. P. 409—419.

Roland F. Données évolutives résultant de l'étude ultrastructurale des apertures de pollens appartenant au groupe *Ranales Centrospermales* // Rev. Gén. Bot. 1971. Vol. 78. P. 329—338.

Roy P., Chanda S. Phylogenetic trend in the pollen grains of *Centrospermae* based on number of apertures // J. Palynol. 1992. Vol. 28. P. 143—208.

Skvarla J. J., Nowicke J. W. Ultrastructure of pollen exine in centrospermous families // Pl. Syst. Evol. 1976. Vol. 126. P. 55—78.

Tsukada M. Chenopod and amaranth pollen: electron-microscopic identification // Science. 1967. Vol. 157. N 3784. P. 80—82.

Tsymbalyuk Z. M., Mosyakin S. L., Bezusko L. G. Morphology and practical identification of *Chenopodiaceae* pollen (taxa occurring in Ukraine) // Abstr. XVII Int. Bot. Congr. Vienna, Austria, 2005. P. 404.

Tsymbalyuk Z., Mosyakin S. Pollen diversity in tribe *Beteae*, an aerly-branching of *Chenopodiaceae*: palynomorphological and phytogeographical aspects // Abstr. IV Balkan Bot. Congr. Sofia, Bulgaria, 2006. P. 147—148.

Uotila P. Pollen morphology in European species of *Chenopodium* sect. *Chenopodium*, with special reference to *C. album* and *C. suecicum* // Ann. Bot. Fennici. 1974. Vol. 11. P. 44—58.

Wodehouse R. P. Pollen grains. New York; London, 1935. 574 p.

SUMMARY

Morphology of pollen grains of 180 species (250 specimens) was studied; the investigated taxa belong to 75 genera of all currently recognized tribes of *Chenopodiaceae*. Detailed palynomorphological characteristics of all studied species are compiled based on investigations under LM and SEM and using updated terminology. Pollen grains of these family are different in shape (spheroidal, prolate-spheroidal and polyhedral-spheroidal); outline (circular, circular-angular and angular); size (medium, small and large), number of pores (8—150) and exine texture (large-punctate, medium-punctate and small-punctate). The detailed studies of ultrastructure of the mesoporium surface under SEM enabled us to distinguish four ultrasculpture subtypes: with diverse spinules, with large spinules, with small spinules, and with minute spinules.

The phylogenetic analysis of palynomorphological peculiarities of representatives of *Chenopodiaceae* demonstrated that pollen grains of taxa of the tribe *Polycnemeae* possess a distinctive complex of quantitative and qualitative characters, which confirms its isolated phylogenetic position. Some taxonomic groups and phylogenetic clades of *Chenopodiaceae* (mostly those of the tribe level, less commonly genera or groups of related genera) are characterized by specific palynomorphological trends of complexes of characters. In some cases such morphological peculiarities of pollen confirm data on phylogenetic relations of certain groups based morphological or molecular phylogenetic data (for example, tribes *Chenopodieae* and *Atripliceae*, *Suaedeae* and *Halopeplideae* + *Salicornieae*, *Salsoleae* and *Camphorosmeae* + *Sclerolaeneae*).

Based on the result of our studies, we developed a new identification manual for the pollen of *Chenopodiaceae* (taxa of the flora of Ukraine). This manual is intended mostly for spore-pollen analysis of Quaternary deposits; in this artificial key the qualitative characters (texture and sculpture of the exine) are proposed as basic ones, as opposed to the previously applied approach based mainly on quantitative characters.

УДК 581.522 : 582.681.26 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 3

© Т. В. Елисафенко

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *VIOLA PRIONANTHA* (*VIOLACEAE*) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ СИБИРСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД)

T. V. ELISAFENKO. ECOLOGICAL AND BIOLOGICAL PECULIARITIES OF *VIOLA PRIONANTHA* (*VIOLACEAE*) UNDER INTRODUCTION (CENTRAL SIBERIAN BOTANICAL GARDEN)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101
Тел. (383) 3344567
Факс (383) 3301986
E-mail: tveli@ngs.ru
Поступила 16.04.2007
Окончательный вариант получен 04.09.2007

Исследованы биологические и экологические особенности *Viola prionantha* в условиях культуры (г. Новосибирск). Растения проходят все фенологические фазы. Вид можно размножать как лабораторно-тепличным-грунтовым способом (лабораторная всхожесть семян высокая — 96 %, приживаемость высаженных растений 100 %), так и посевом семян в грунт (при осеннем посеве всхожесть семян составила 70 %). Коэффициент завязывания семян в плодах клейстогамных цветков высокий (40—90 %). Популяции самоподдерживающиеся с обильным самосевом.

Ключевые слова: *Viola prionantha*, интродукция, онтогенез, биология цветения, ритм развития, хазмогамное и клейстогамное цветение, Центральный сибирский ботанический сад.

Таксономические исследования рода *Viola* L. осложнены в связи с полиморфностью видов (Юзепчук, 1949), поэтому необходимо детальное изучение биологии видов, которое наиболее продуктивно в условиях культуры. Такое исследование должно включать комплексное изучение по нескольким направлениям: популяционному, биоморфологическому, онтогенетическому, репродуктивному, антэкологическому, биохимическому и т. д. Желательно сочетание наблюдений в естественных условиях (in situ и ex situ) с экспериментальными исследованиями.

Целью данного исследования было изучение биологии заносного в Сибири дальневосточного вида *Viola prionantha* Bunge, оценка его семенного размножения при интродукции. Работа является частью комплексных исследований рода *Viola* в коллекции Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО РАН (г. Новосибирск).

Материалы и методика

Viola prionantha принадлежит к подроду *Viola* секции *Violidium* группы *Vacrocareae*. Распространен на Дальнем Востоке; кроме того, произрастает на юго-востоке Западной Сибири, найден в Алтайском крае, в Республике Алтай и в Новосибирской обл. В сибирской флоре ошибочно описан как *Viola irinae* N. Zolot. (Золотухин, 1984). В. В. Никитин и М. М. Силантьева (2006) считают, что *V. prionantha* был занесен на территорию Сибири при интродукции плодовых и лесных древесных растений. Растения встречаются в поймах рек, на побережье озер, на лугах, галечниках, в приречных лесах и зарослях кустарников.

Исходный материал был доставлен из Колыванского р-на Новосибирской обл., с. Колывань (тополевый лес) сотрудником Лаборатории экологии и геоботаники ЦСБС СО РАН Г. С. Тараном и интродуцирован в ЦСБС в июне 1993 г. на экспози-

ции «Редкие и исчезающие растения флоры Сибири». Район интродукции является благоприятным по теплообеспечению по сравнению с районом природного местообитания: среднегодовая температура +0.88 °С и –0.3 °С, среднее количество осадков 457 и 560 мм, продолжительность безморозного периода 117 и 110 дней соответственно.

Работа проводилась в 1993—2003 гг. При изучении этого вида использовали методы: фенологический (Бейдеман, 1974), антэкологический (Пономарев, 1960) и сравнительно-морфологический (Серебряков, Серебрякова, 1972), сравнительно-онтогенетический (Ценопопуляции.., 1976). Изучение семенного размножения проводили по общепринятым методикам (Международные.., 1969; Методические.., 1980). Применялись также эксперименты в климатической камере с контролем продолжительности фотопериода. Жизнеспособность пыльцы определяли по методике И. Н. Голубинского (1974). Особое внимание было уделено размножению в связи с наличием двух типов цветков — хазмогамных (открытых) и клейстогамных (закрытых). Растения изучали более чем по 50 признакам. Морфологию растений изучали на живом материале, морфологию семян — через 3 мес после сбора плодов (предварительно семена замачивали 24 ч). Лабораторную всхожесть семян определяли через 1 мес после сбора плодов. Семена проращивали в чашках Петри на слое прокаленного кварцевого песка в климатической камере при продолжительности 18 ч и температуре 24—28 °С в 4 повторностях по 100 семян. Для определения грунтовой всхожести проводили поверхностные посевы в открытом грунте 21 VII 1993, 20 X 1993, 16 X 2000 в 4 повторностях по 100 семян в каждой. Антэкологические исследования включали в себя морфологическое описание хазмогамных и клейстогамных цветков, определение доли жизнеспособной свежесобранной пыльцы, определение продолжительности фотопериода, необходимого для хазмогамного цветения. Пыльцу проращивали в 15%-водном растворе сахарозы при комнатной температуре в течение суток. Продолжительность фотопериода в климатических камерах изменяли через 14 дней на 30 мин с 10 до 18 и с 18 до 10 ч. Результаты обработаны статистически (Плохинский, 1980).

Результаты и обсуждение

V. prionantha — розеточное многолетнее двухосное моноподиальное растение с полициклическими розеточными побегами, ортотропным эпигеогенным корневищем и придаточными корнями. Моноподиальное нарастание главного побега часто сменяется базисимподиальным. Молодые контрактильные корни втягивают очередной прирост корневища в почву. *V. prionantha* — гемикриптофит с кистекорневой системой. Цветки на длинных цветоножках с двумя прицветниками сидят в пазухах розеточных листьев. Соцветие представляет собой редуцированную фрондозную кисть (Troll, 1964). На генеративных особях выявлены листья двух генераций. Лист весенней генерации наблюдается во время хазмогамного цветения. Его длина 3—8 см, при этом 55—60 % длины листа составляет листовая пластинка, длина которой в 1.5 раза превышает ширину. Лист летней генерации появляется во время клейстогамного цветения и плодоношения, достигает 17 см дл., листовая пластинка составляет 30—50 % длины листа и в 2 раза превышает ширину.

Онтогенез *V. prionantha* подобен онтогенезу *V. alexandrowiana* (Семенова, Елисафенко, 1993). В большом жизненном цикле в условиях культуры выделяются 4 периода (латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный)

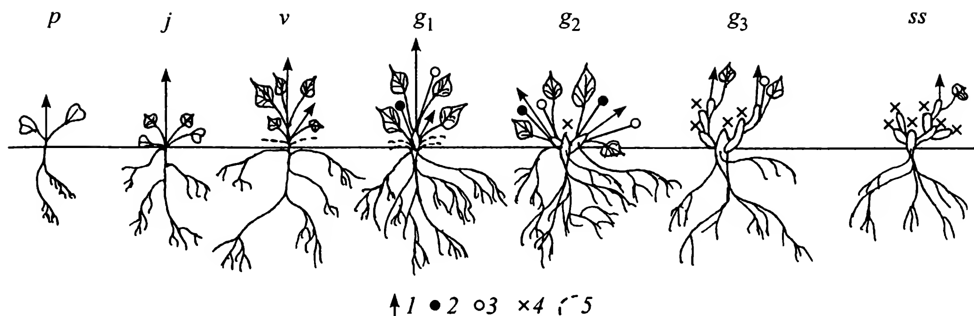


Рис. 1. Схема онтогенеза *Viola prionantha* Bunge.

Условные обозначения: *p* — проросток, *j* — ювенильное растение, *v* — виргинильное растение, g_1 — молодое генеративное растение, g_2 — средневозрастное генеративное растение, g_3 — старое генеративное растение, *ss* — субсенильное растение. *1* — конус нарастания; *2* — плод; *3* — цветок; *4* — отмерший конус нарастания; *5* — отмерший лист.

и 8 возрастных состояний: покоящиеся семена, проростки, ювенильные растения, виргинильные растения, молодые генеративные растения, средневозрастные генеративные растения, старые генеративные растения, субсенильные (старые генеративные) растения (рис. 1).

Латентный период. Семязачатки многочисленные, анатропные, крассинуцеллятные. Семена мелкие, темно-коричневого цвета, около 2 мм дл. Имеется присемянник типа элайосома. Масса 1000 семян около 1 г. Семенная кожура мягкая, эндосперм белый, обильный, рыхлый. Зародыш крупный, прямой, лопатовидный, дифференцированный на гипокотиль и семядоли. Отношение длины гипокотиля к длине семядолей 1 : 1. Длина зародыша составляет около 80 % длины семени. Длина семядолей почти равна их ширине. Семядоли сидячие, светло-зеленого цвета, четко выражена граница перехода гипокотиля в семядоли.

Семена *V. prionantha* характеризуются смешанным типом покоя Аф и B1 (неглубокое физиологическое торможение), как и некоторые другие виды рода *Viola* (Николаева, 1977; Семенова, 1993), прорастают при увлажнении сразу после диссеминации (в полевых условиях). Лабораторная всхожесть высокая — более 95 %. Семена прорастают при температуре 24—28 °С в течение 17 дней, первые проростки появляются на 5-й день опыта, кривая динамики прорастания семян выходит на плато на 9-й день (90 %). Для этого вида отмечен 1-й тип кривой прорастания семян (Елисафенко, 2001). Грунтовая всхожесть от 30 до 70 %. Семена от самосева прорастают с июня по сентябрь.

Прегенеративный период. Проростки — растения с семядолями и одним настоящим листом, который появляется на 7-й день после появления семядолей. Уже в стадии проростка начинается формирование придаточных корней. Ювенильные растения имеют семядоли и 2—4 настоящих листа. Виргинильные растения — особи с засыхающими семядолями, листья имеют признаки листьев средневозрастных генеративных растений, при этом в пазухе 1—2-го листа формируется побег 2-го порядка. Образуется первичный куст.

Генеративный период. Молодые генеративные растения — растения первого года жизни с 1—9 цветоносами. Цветки образуются в пазухах листьев начиная с 3—4-го листа. Цветение клейстогамных цветков начинается на 40—60-й день после прорастания семян. Средневозрастные генеративные растения (табл. 1) — особи с развитым корневищем. Это наиболее длительное возрастное состояние. В этот период растения имеют максимальный прирост био-

ТАБЛИЦА 1

Морфологическая характеристика средневозрастных генеративных особей *Viola prionantha* (коллекция ЦСБС, Новосибирск, 3 VII 2001)

Признак	*M* ± *m*	*V*, %	min	max
Высота, см	13.85 ± 0.35	11.24	11	18
Диаметр, см	18.65 ± 0.52	12.58	15	23
Число				
побегов	3.7 ± 0.46	55.53	1	8
листьев	50.8 ± 5.12	45.08	19	93
цветков	7.35 ± 0.73	44.2	3	14
плодов	13.1 ± 1.5	51.29	4	24
цветков и плодов	20.45 ± 2.06	44.97	7	38
1-й лист				
Общая длина, см	5.28 ± 0.31	25.62	3.1	8.7
Длина черешка, см	2.1 ± 0.19	38.42	1.1	4.5
Листовая пластинка				
длина, см	3.13 ± 0.17	23.84	2	4.5
ширина, см	2.15 ± 0.1	20.91	1.6	3
Длина листовой пластинки/общая длина листа, %	59.96 ± 2.18	15.82	43.48	76.36
Длина листовой пластинки/ширина листовой пластинки, %	1.48 ± 0.07	22.06	0.67	2.21
Наибольший лист				
Общая длина, см	14.77 ± 0.37	11.21	11	18.5
Длина черешка, см	7.88 ± 0.35	19.85	4.8	10.5
Листовая пластинка				
длина, см	7.01 ± 0.22	14.12	5.2	8.7
ширина, см	3.4 ± 0.09	12.22	2.5	4
Длина листовой пластинки/общая длина листа, %	47.79 ± 1.59	14.92	35.62	59.09
Длина листовой пластинки/ширина листовой пластинки, %	2.07 ± 0.05	11.14	1.73	2.44

Примечание. Здесь и в табл. 2—4: *M* — средняя арифметическая, ± *m* — ошибка средней, *V* — коэффициент вариации.

массы и семенной продуктивности. Растения средневозрастного генеративного состояния, 10—20 см выс., диаметр надземной части от 15 до 30 см имеют от 1 до 8 побегов, 20—100 листьев, к 1 июля до 40 цветков и плодов. Наблюдается частичная партикуляция, в центре особи появляются отмершие части побеговой и корневой систем. Формируется куртина. Жизненное состояние растений незначительно зависит от способа выращивания. Сравнительный анализ растений грунтового посева и выращенных лабораторно-теплично-грунтовым способом показал достоверные различия по длине черешка: для первого листа — на 0.7 см, для наибольшего листа — на 3 см. Растения, выращенные лабораторно-теплично-грунтовым способом, крупнее. Достоверно отличимые признаки не наблюдаются в генеративной сфере. Старые генеративные растения — особи с полной или частичной партикуляцией, с листьями ювенильного типа, с разрушающимся корневищем. Образуется система парциальных побегов. Для них характерны резкое снижение втягивающей силы корней и приподнятое над почвой корневище, что вызывает иссушение меристематических тканей почек возобновления и гибель многих растений.

Постгенеративный период. Субсенильные растения — обособленные партикулы с удлиненным корневищем, с 1—3 листьями ювенильного типа; сокращается число корней и пазушных почек, возможность побегообразования снижена.

За большой жизненный цикл каждая особь проходит следующие морфогенетические этапы: первичный побег, куст, куртина, партикула. Для видов рода *Viola* L. в условиях культуры характерен ускоренный онтогенез: ювенильное и виргинильное состояния сближены, не выделяются имматурные особи, большой жизненный цикл непродолжительный (до 9 лет).

Биология цветения

V. prionantha — амфигамное растение, имеющее 2 типа цветков на одном растении. У многих амфигамных видов семенное размножение осуществляется в основном за счет клейстогамии. Морфология хазмогамного цветка свидетельствует об адаптации к энтомофильному опылению (зигоморфный цветок, окраска венчика, наличие нектарников и аромата, строение гинецея), что характерно для многих видов рода *Viola*. Венчик хазмогамного цветка ярко окрашенный — фиолетового цвета, лепестки овальные, боковые бородчатые, шпорец толстый, слегка изогнутый. У клейстогамных цветков наблюдается редукция лепестков, плотно сомкнутые чашелистики защищают андроцей и гинецей от неблагоприятных абиотических и биотических факторов, столбик клейстогамного цветка не суживается у завязи, как в хазмогамных цветках, а наклоняется на 90°, так что рыльцевая впадина лежит смежно с нижними тычинками и весь столбик закрыт ими. Пыльцевые трубки клейстогамного цветка прорастают в пыльнике и проникают в рыльцевую полость. Цветоножка хазмогамного цветка до 5 см, клейстогамного в 2.8 раз короче. Диаметр хазмогамного цветка 1.7 см, длина клейстогамного 0.4 см (табл. 2). У клейстогамного цветка андроцей бывает не 5-членный, а двучленный; верхние и боковые тычинки почти редуцированы (рис. 2). Пыльник нижней тычинки у клейстогамных

ТАБЛИЦА 2

Морфологическая характеристика хазмогамных (х) и клейстогамных (к) цветков *Viola prionantha* (коллекция ЦСБС, Новосибирск, сбор хазмогамных цветков 10 V 2001, клейстогамных — 17 VIII 2001)

Признак	*M* ± *m*		*V*, %		
	х	к	х/к	х	к
Длина цветоножки, см	4.94 ± 0.35	1.75 ± 0.27	2.83	20.9	31.1
Длина до прицветника от основания, см	1.14 ± 0.11	1.15 ± 0.06	0.99	36.6	11.2
Длина от прицветника до цветка, см	3.74 ± 0.24	0.60 ± 0.25	6.24	24.2	82.8
Длина прицветника, см	0.56 ± 0.03	0.80 ± 0.04	0.70	14.1	14.9
Длина цветка, см	1.85 ± 0.08	0.41 ± 0.05	4.51	11.9	29.6
Длина шпорца, см	0.66 ± 0.03	Нет		12.0	
Ширина шпорца, см	0.32 ± 0.02	»		16.3	
Вертикальный диаметр, см	1.70 ± 0.05	»		7.4	
Горизонтальный диаметр, см	1.71 ± 0.09	0.17 ± 0.01	9.89	15.9	16.9
Длина нектарника, см	0.40 ± 0.02	Нет		16.2	
Ширина нектарника, см	0.05 ± 0.02	»		120.8	
Число семязачатков	36.00 ± 1.94	34.67 ± 5.90	1.04	17.0	29.5

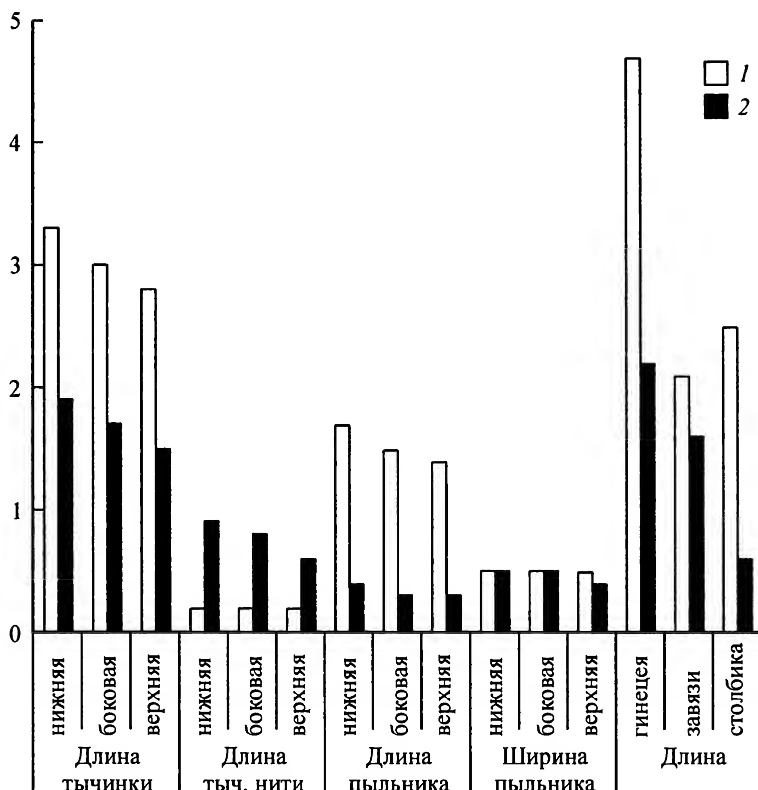


Рис. 2. Морфологическая характеристика андроцея и гинецея хазмогамных и клейстогамных цветков *Viola prionantha* (коллекция ЦСБС, г. Новосибирск).

1 — хазмогамный цветок, 10 V 2001; *2* — клейстогамный цветок, 17 VIII 2001. По оси ординат — размеры, мм.

цветков в 4 раза меньше, чем у хазмогамных, при этом у нижних тычинок отсутствуют нектарники, а число семязачатков достоверно не различается (t_{st} = 0.69).

Кроме клейстогамных и хазмогамных цветков встречаются промежуточные формы. Они имеют чаще всего только один хорошо развитый шпорцевый лепесток, остальные лепестки редуцированы, цветок полузакрытый. Андроцей и гинецей в основном клейстогамного типа. Такие цветки очень редко завязывают плоды и, если это случается, то только по клейстогамному типу.

Пыльца. Антэкологические исследования проводились как в условиях открытого грунта, так и в камеральных условиях. В хазмогамных цветках число пыльцевых зерен в цветке 2—9 тыс., причем в условиях открытого грунта пыльники часто были не развиты. Число пыльцевых зерен превосходит число семязачатков в 50—200 раз. В клейстогамных цветках число пыльцевых зерен на порядок ниже (95—200) и превышает число семязачатков в 3—5 раз (табл. 3).

Пыльцевое зерно исследуемых видов округлое, молочного цвета, трехпоровое, через одну пору прорастает пыльцевая трубка. Пыльцу проращивали в 15%-м водном растворе сахарозы. Доля жизнеспособной пыльцы в клейстогамных цветках в 2.5 раза меньше, чем в хазмогамных (рис. 3). В хазмогамном цветке проросшей пыльцы достоверно больше в нижних тычинках (49.86 %), чем в верхней (33.48 %).

Ритм цветения. Наличие двух типов цветков обусловливает особый ритм цветения, который подобен таковому у *Viola incisa* (Семенова, 1991). Феноритм устой-

ТАБЛИЦА 3

Число пыльцевых зерен в андроцее *Viola prionantha* (коллекция ЦСБС, г. Новосибирск)

Тип цветка	Место исследования	Дата	Тычинка		
			нижняя	боковая	верхняя
Хазмогамный	Климакамера	14 II 2001	2073	1675	1450
	Открытый грунт	3 V 2001	1671	913	414
Клейстогамный	Климакамера	12 III 2001	75	Нет	Нет
	Открытый грунт	17 VIII 2001	79	27	»

чивый, популяция является весенне-осенне-хазмогамноцветущей и весенне-летне-осенне-клейстогамноцветущей, длительновегетирующей, с непрерывной репродукцией в период вегетации, с длительной диссеминацией (рис. 4). Для *V. prionantha* характерно два периода цветения хазмогамных цветков — май и август—сентябрь. Хазмогамное цветение начинается весной в первой декаде мая, длится около 14 дней, осенью — в третьей декаде августа, длится около 30 дней. Весной цветут все генеративные растения, осенью — только часть. Полевые фенологические наблюдения выявили связь хазмогамного цветения с продолжительностью фотопериода и температурой. Не все хазмогамные бутоны развиваются до цветков осенью, часть бутонов перезимовывает. Низкие ночные температуры в короткодневных условиях задерживают формирование хазмогамных бутонов. Понижение температуры тормозит формирование цветков осенью, повышение весной стимулирует продолжение развития бутонов. Биометрические признаки вегетативной сферы и количество генеративных побегов были исследованы у особей, которые имели хазмогамное цветение накануне осенью и которые его не имели.

Регулирующим фактором цветения, по-видимому, является температура. Бутоны и цветущие побеги повреждались при низких температурах осенью и весной. Это связано с тем, что цветочные почки у *V. prionantha*, как у многих сибирских видов рода *Viola*, открытые, защищены только полусгнившими остатками летних и осенних листьев.

Клейстогамное цветение наблюдается с мая по октябрь. Цветки закладываются в акропетальной последовательности, первые весенние клейстогамные цветки сле-

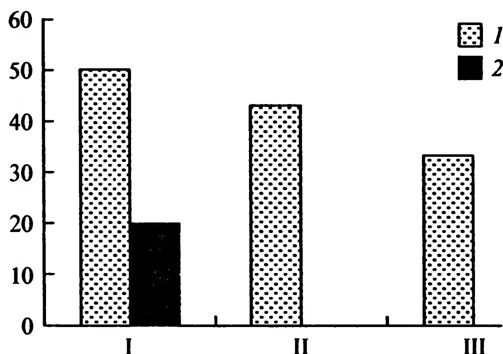


Рис. 3. Доля жизнеспособной пыльцы *Viola prionantha* (коллекция ЦСБС, г. Новосибирск, 2001 г.).

1 — хазмогамный цветок, 3 V 2001; *2* — клейстогамный цветок, 17 VIII 2001. По оси ординат — доля жизнеспособной пыльцы, %; по оси абсцисс — тычинки: I — нижняя, II — боковая, III — верхняя.

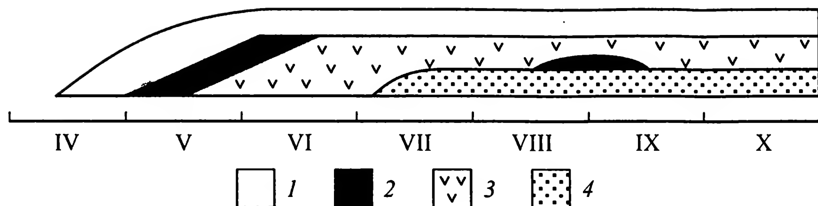


Рис. 4. Фенологический спектр *Viola prionantha* (коллекция ЦСБС, г. Новосибирск).

1 — вегетация, *2* — бутонизация, цветение хазмогамных цветков, плодоношение плодов от хазмогамных цветков; диссеминация; *3* — бутонизация, цветение клейстогамных цветков, плодоношение; *4* — диссеминация плодов от клейстогамных цветков. Римские цифры — месяцы.

дующего года формируются осенью после хазмогамных, весной образуются бутоны летнего клейстогамного цветения.

Диссеминация плодов от хазмогамных и клейстогамных цветков начинается почти одновременно через месяц после цветения и длится 3.75 мес. Диссеминация плодов от клейстогамных цветков продолжается до конца вегетационного периода. Растения могут уходить под снег на самых разных этапах развития: бутонизирующими, цветущими, с незрелыми и с зрелыми плодами. В. Н. Ворошилов (1960) указывает такие свойства для ряда видов и связывает это с тропическим происхождением рода.

Для вида характерна фотоклейстогамия. Опытные данные в климатической камере показали, что продолжительность фотопериода от 13.5 ч до 16.5 ч вызывает хазмогамное цветение. При длительном фотопериоде (18 ч) наблюдается только клейстогамное цветение, временное пребывание растений в течение 2—4 недель в условиях короткого фотопериода (12 ч) стимулирует хазмогамное цветение в течение месяца при фотопериоде 18 ч. При коротком фотопериоде (менее 13.5 ч) цветение отсутствует. Несмотря на то что каждое растение имеет свою генетически обусловленную программу цветения, она может корректироваться уровнем освещенности, атмосферной влажностью и температурой воздуха. Формирование хазмогамных бутонов происходит при переходе с длинного дня на короткий, и при высокой температуре реализуется хазмогамное цветение, однако наблюдаются всплески единичного хазмогамного цветения в условиях длинного фотопериода как при полевых наблюдениях, так и при камеральных. Таким образом, для данного вида наследственная программа хазмогамного и клейстогамного цветения не строго детерминирована.

Семенное размножение

Для вида характерна длительная диссеминация, способствующая накоплению семенного банка в почве.

Плод — паракарпная трехчленная одногнездная многосеменная коробочка с тремя париетальными плацентами локулицидного типа, продолговато-эллипсоидальной формы, гладкая, светло-зеленого цвета, ребристая, трехгранная, без опушения, с мелкими розовато-фиолетовыми пятнами, 0.92—1.18 см дл. и от 0.48 до 0.62 см шир. Чашелистики не опушенные, одинаковые по величине. Придатки чашелистиков составляют 1/3 от их длины. Плодоножка опушенная, нитевидная. Прицветники светло-зеленые под цвет цветоножки, не опушенные.

ТАБЛИЦА 4

Морфологическая характеристика плодов и коэффициент завязывания семян *Viola prionantha* в условиях культуры (г. Новосибирск)

Дата	Признак					
	диаметр чашечки, см	плод		число		коэффициент завязывания семян, %
		длина, см	ширина, см	семязачатков	семян	
16 VIII 1993	1.74 ± 0.07 / 7.71	1.18 ± 0.04 / 7.09	0.5 ± 0.04 / 14.14	57.6 ± 3.17 / 11.02	27.6 ± 6.87 / 49.76	47.79 ± 11.65 / 48.73
12 VIII 1994	1.54 ± 0.04 / 12.92	1.15 ± 0.02 / 8.69	0.62 ± 0.01 / 7.00	47 ± 1.38 / 13.49	39.57 ± 2.07 / 23.93	84.96 ± 3.86 / 20.86
14 VIII 2000	1.21 ± 0.03 / 12.01	0.92 ± 0.03 / 14.61	0.48 ± 0.01 / 9.80	37.45 ± 1.54 / 18.30	32.7 ± 1.67 / 22.90	87.65 ± 2.97 / 15.71
07 VIII 2001	1.21 ± 0.02 / 9.50	0.91 ± 0.03 / 12.50	0.51 ± 0.01 / 6.51	42.29 ± 1.79 / 15.81	33.14 ± 2.41 / 27.22	79.74 ± 5.68 / 26.66
9 VII 2004	1.35 ± 0.04 / 14.29	0.97 ± 0.03 / 12.57	0.51 ± 0.01 / 7.32	40.68 ± 2.14 / 22.93	32.26 ± 1.73 / 23.47	80.60 ± 3.43 / 18.53
$t_{1993-1994}$	2.48*	0.67	2.91*	3.07*	1.67	3.02*
$t_{1993-2000}$	6.84*	5.28*	0.39	6.36*	0.74	3.42*
$t_{1993-2001}$	7.28*	5.40*	0.20	4.21*	0.80	2.47*
$t_{1993-2004}$	4.84*	4.20*	0.24	4.57*	0.66	2.7*
$t_{1994-2000}$	6.37*	6.62*	9.61*	4.62*	3.32*	0.72
$t_{1994-2001}$	7.38*	7.00*	7.80*	2.10*	2.00	0.74
$t_{1994-2004}$	3.36*	4.99*	7.78*	2.49*	2.68*	0.82
$t_{2000-2001}$	0.00	0.00	2.00	2.00	0.00	1.23
$t_{2000-2004}$	2.8*	1.18	2.12*	1.23	0.18	1.55
$t_{2001-2004}$	3.13*	1.41	0.00	0.58	0.30	0.13

Примечание. t — критерий достоверности разности, * — данные достоверно различаются при $t_{теор.}$ = 2.03 (n = 38) для 5%-го уровня значимости. Цифры над чертой — значения $M \pm m$; под чертой — V, %.

Основная масса полноценных семян располагается в верхней части плода, в нижней части — семязачатки, не завязавшие семена.

При высыхании коробочка растрескивается на три части, каждая из которых состоит из двух створок. Изученный вид по типу распространения семян относится к диплохорам (баллисты и мирмекохоры), что характерно для многих видов рода *Viola* (Beattie, Lyons, 1975).

С июня по сентябрь в популяции представлены все возрастные состояния растений, что объясняется постоянной диссеминацией и неглубоким состоянием покоя семян. Плодоцветение хазмогамных цветков составило 18 % (весна 2001 г.), клейстогамных — около 100 %. К 1 июля 2001 г. растения средневозрастного генеративного состояния имели до 40 цветков и плодов. В августе 2000 г. около 6 % плодов были повреждены долгоносиком. Многолетние исследования семенной репродуктивности показали (табл. 4), что достоверные отличия по всем признакам наблюдаются в период адаптации растений к условиям культуры. Число семян в плоде колеблется от 18 до 40, коэффициент завязывания семян высокий — 40—90 %. В условиях культуры растения можно размножать как лабораторно-тепличным-грунтовым способом, так и посевом семян в грунт (при осеннем посеве всхожесть семян составила 70 % на 1 июля).

Оценка интродукции

По критериям приспособленности, предложенным Г. П. Семеновой (1997), *V. prionantha* можно отнести к группе перспективных растений, для которых характерны: устойчивый сезонный ритм развития, высокое жизненное состояние популяций и зимостойкость, высокая семенная продуктивность и высокая лабораторная всхожесть, обильный самосев, длительное существование в коллекции. В условиях интродукции *V. prionantha* культивируется в течение 10 лет и имеет все вышеизложенные качества. Вид декоративен. При контроле продолжительности фотопериода можно стимулировать хазмогамное цветение в закрытом грунте. Однако, по нашим наблюдениям, листья *V. prionantha* повреждаются грибами рода *Botrytis* со второй половины лета (Болезни.., 1990). Обработка ядохимикатами дает положительный эффект. Плоды повреждаются долгоносиком (6 %), семена служат пищей для его личинок.

Выводы

Таким образом, *V. prionantha* — перспективное декоративное растение для интродукции в условиях лесостепной зоны Сибири. Оно быстро акклиматизируется при пересадке. В условиях культуры растения проходят все фенологические фазы за вегетационный сезон. В связи с наличием короткого малого жизненного цикла (менее одного года) вид может быть использован для изучения антэкологии и генетических особенностей рода. Для *V. prionantha* характерно преобладание клейстогамии над хазмогамией, несмотря на значительно меньшее число пыльцевых зерен и доли проросшей пыльцы в клейстогамных цветках. Автогамия и длительное плодоношение клейстогамных цветков способствуют высокой семенной продуктивности растений. Размножать растения в условиях культуры можно как посевом в грунт, так и лабораторно-теплично-грунтовым способом. Популяции вида самоподдерживающиеся, наблюдается обильный самосев. При контроле продолжительности фотопериода можно стимулировать хазмогамное цветение в закрытом грунте.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, 1974. 156 с.

Болезни и вредители растений интродуцентов. М., 1990. 266 с.

Ворошилов В. И. Ритм развития растений. М., 1960. 136 с.

Голубинский И. Н. Биология прорастания пыльцы. Киев, 1974. 368 с.

Елисафенко Т. В. Морфология и биология прорастания семян редких сибирских видов рода *Viola* L. (*V. alexandrowiana*, *V. dactyloides*, *V. incisa*, *V. ircutiana*) // Раст. ресурсы. 2001. Т. 37. Вып. 1. С. 40—46.

Золотухин Н. И. Новые таксоны флоры Алтая // Новости систематики высших растений. Л., 1984. Вып. 21. С. 225—232.

Международные правила определения качества семян. М., 1969. 182 с.

Методические указания по семеноведению интродуцентов. М., 1980. 64 с.

Никитин В. В., Силантьева М. М. Фиалки (*Viola* L., *Violaceae*) Алтайского края // Новости систематики высших растений. 2006. Т. 38. С. 165—201.

Николаева М. Г. Некоторые итоги изучения покоя семян // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 9. С. 1350—1368.

Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М., 1960. Т. 2. С. 9—19.

Плохинский Н. А. Алгоритмы биометрии. М., 1980. 152 с.

Семенова Г. П. *Viola incisa* (*Violaceae*) — редкий вид флоры Сибири: биология, интродукция // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 572—582.

Семенова Г. П. Плоды и семена фиалки надрезанной // Бюл. ГБС. 1993. Вып. 168. С. 140—144.
Семенова Г. П. Интродукция и охрана редких и исчезающих видов флоры Сибири // Сиб. экол. журн. 1997. № 1. С. 19—27.
Семенова Г. П., Елисафенко Т. В. Онтогенез редкого Сибирского растения *Viola alexandrowiana* (W. Beck.) Juz. в условиях сада // Изучение онтогенеза видов природных флор в ботанических садах Евразии. Киев, 1993. С. 163—164.
Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 5. С. 417—433.
Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 217 с.
Юзепчук С. В. Семейство *Violaceae* // Флора СССР. М.-Л.,1949. Т. 5. С. 350—451.
Beattie A. J., Lyons N. Seed dispersal in *Viola* (*Violaceae*) adaptations and strategies // Amer. J. Bot. 1975. Vol. 62. N 7. P. 714—722.
Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd 1. 615 S.

SUMMARY

Viola prionantha Bunge is distributed in the Far East. The species has been cultivated in the Central Siberian Botanical Garden (Novosibirsk) since 1993. The aim our research was a study of biology and estimation of introduction of *V. prionantha*. Under cultivation the plants pass through all phenophases. The plants of middle-aged generative stage are 10—20 cm tall, have 1—8 shoots, 20—100 leaves, and up to 40 flowers and fruits. Their rhythm of seasonal development is steady. Prolonged vegetation, continuous reproduction, chasmogamous flowering in spring and autumn, cleistogamous flowering from spring to autumn and prolonged dissimination from Junc to October arc typical of them. *V. prionantha* is characterized by photocleistogamy. The photoperiod of 13.5—16.5 hours causes the formation of chasmogamous flowers. This species is characterized by seed reproduction. The laboratory germination ability of the suds is high — 96 %, the ground one is 70 %. The coefficient of seed production in fruits from cleistogamous flowers is 40—90 %. Populations are self-reproducing with abundant self-seeding. The species is promising for introduction in the forest-steppe zone of Siberia.

УДК 581.4 + 581.524(33 + 34) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 3

© А. В. Горнов

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *DACTYLORHIZA LONGIFOLIA* (*ORCHIDACEAE*) В НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОМ ПОЛЕСЬЕ (БРЯНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

A. V. GORNOV. STATE OF *DACTYLORHIZA LONGIFOLIA* CENOPOPULATIONS (*ORCHIDACEAE*) IN THE NERUSSO-DESNA POLESIE

Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес»
242180 Брянская обл., Суземский р-н, ст. Неруса, заповедник «Брянский лес», научный отдел
Пущинский государственный университет
142390 Московская обл., Пущино, ул. Институтская, 2
E-mail: aleksey-gornov@yandex.ru
Поступила 21.04.2006
Окончательный вариант получен 21.06.2007

Описан онтогенез *Dactylorhiza longifolia*. Установлено влияние разных режимов сенокошения на состояние его ценопопуляций. Показано, что при ежегодном сенокошении или его отсутствии в течение 2—10 лет ценопопуляции пальчатокоренника характеризуются высокой плотностью и полночленными онтогенетическими спектрами. Более длительное отсутствие сенокошения (11—20 лет) снижает плотность ценопопуляций и формирует неполночленный онтогенетический спектр. Важную роль в поддержании ценопопуляций пальчатокоренника играют кабаны: они нарушают целостность покрова почвы. Это способствует прорастанию семян и выживанию проростков.

Ключевые слова: *Dactylorhiza longifolia*, онтогенез, ценопопуляция, Неруссо-Деснянское Полесье.

Цель работы — изучение онтогенеза и оценка состояний ценопопуляций в Неруссо-Деснянском Полесье пальчатокоренника балтийского — *Dactylorhiza longifolia* (L. Neum.) Aver. Вид относится к охраняемым растениям России (Красная.., 1988, 2004).

Материал и методика

Пальчатокоренник балтийский — травянистый многолетник с пальчато-раздельным стеблекорневым тубероидом (Татаренко, 1996). Материал собран в июне—августе 2003—2005 гг. на влажных травяно-гипновых лугах Неруссо-Деснянского Полесья (юго-восточная часть Брянской обл.). Сообщества подобного флористического состава относятся к ассоциациям Cirsio palustris—Filipenduletum ulmariae Bulokhov, 1990, Carici flavae—Filipenduletum ulmariae Bulokhov, 1990 и Caricetum nigrae Br.-Bl. (Боч, Смагин, 1993; Булохов, 2001). В ботанико-географическом плане район принадлежит Полесской подпровинции Восточноевропейской широколиственной провинции (Растительность.., 1980).

В работе использованы онтогенетические, популяционные и геоботанические методы. Применена периодизация онтогенеза, предложенная Т. А. Работновым (1950), дополненная А. А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции.., 1988). Согласно рекомендациям Т. А. Работнова (1989), вместо термина «возрастное состояние» используется «онтогенетическое состояние», поскольку первое понятие связано с абсолютным (календарным) возрастом, а второе — с биологическим. Онтогенетические состояния выделены на основе 16 биометрических показателей (табл. 1). Для особей большинства онтогенетических состояний длина и ширина измерены у второго снизу листа, а для ювенильного — у единственного. Тубероиды измерены в нерассеченной части. При оценке влияния разных режимов сенокошения и деятельности кабанов исследовалась экологическая плотность ценопопуляций пальчатокоренника. Экологическая плотность — число особей на единицу обитаемого пространства. Обитаемое пространство — площадь, на которой присутствуют особи вида (Одум, 1986). В каждом типе местообитаний заложено по 5 квадратных площадок размером 1 м². На площадках считалось общее число особей; число и площадь (м²) нарушений, создаваемых кабанами; число растений, принадлежащих определенным онтогенетическим состояниям. Виргинильные и временно нецветущие особи считались вместе. Для характеристики сообществ с пальчатокоренником сделаны геоботанические описания на площадках по 100 м². На всех площадках составлен полный флористический список. Ценотическая значимость каждого вида оценена в баллах по шкале обилия—покрытия Ж. Браун-Бланке (Миркин и др., 1989). Латинские названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1995).

Результаты исследования

Онтогенез

Семена мелкие, 0.85—0.95 мм дл. Распространяются ветром. В культуре семена видов рода *Dactylorhiza* прорастают через 1.0—1.5 мес после опыления (Вахрамеева, 2000).

При прорастании семян пальчатокоренника образуется проросток, или протокорм — небольшое округлое бесхлорофилльное тело до 5 мм дл. с однокле-

ТАБЛИЦА 1

Биометрические показатели онтогенетических состояний пальчатокоренника балтийского

Биометрические показатели	Онтогенетические состояния						
	j	im	v	g_1	g_2	g_3	$g_н$
Высота побегов, см	14.0—19.0	15.0—35.0	24.0—45.0	33.5—50.0	45.0—65.0	60.0—80.0	24.5—48.0
Длина соцветий, см	—	—	—	4.0—8.0	7.5—21.0	15.0—23.0	—
Число цветков	—	—	—	15—35	30—70	60—80	—
Число листьев	1	2	3	4—7	5—8	7—8	4
Длина листьев, см	10.0—17.0	14.0—27.0	14.0—28.0	12.5—21.5	20.0—27.0	21.0—30.0	15.0—21.0
Ширина листьев, см	0.5—0.7	0.4—1.7	1.2—2.8	1.5—2.0	2.2—4.5	3.5—5.5	1.2—2.4
Число жилок	6	8—12	10—16	10—16	12—18	16—20	10—16
Диаметр основания побегов, см	0.2	0.2—0.4	0.3—0.5	0.5—0.7	0.8—1.5	1.2—2.0	0.3—0.5
Число низовых листьев со слабо выраженной пластинкой	—	1	1—2	1—2	2	2—3	2
Число чешуевидных листьев	1—2	2—3	3—4	3—4	3—4	4—5	3—4
Число корневых окончаний тубероидов	1	2	2—4	2—4	2—4	4	2—4
Длина тубероидов, см	1.5—2.0	2.0—3.0	2.5—4.5	3.0—5.0	3.5—5.5	4.0—6.0	2.5—4.5
Ширина тубероидов, см	0.5—0.7	1.0—1.5	1.5—2.0	2.0—3.5	3.0—3.5	3.5—5.5	1.5—2.5
Число придаточных корней	2—3	4—6	4—7	6—9	8—11	10—12	4—8
Длина придаточных корней, см	2.3—2.7	3.5—6.5	4.5—8.5	8.0—16.0	16.5—18.5	17.0—19.5	5.0—8.5
Глубина размещения тубероидов в почве, см	3.0—5.0	7.5—10.0	5.0—10.0	8.5—11.0	10.5—13.0	12.5—15.0	7.0—10.0
Число измерений	11	33	33	33	33	33	11

Примечание. j — ювенильное, im — имматурное, v — виргинильное, g_1 — молодое генеративное, g_2 — зрелое генеративное, g_3 — старое генеративное, $g_н$ — временно нецветущее.

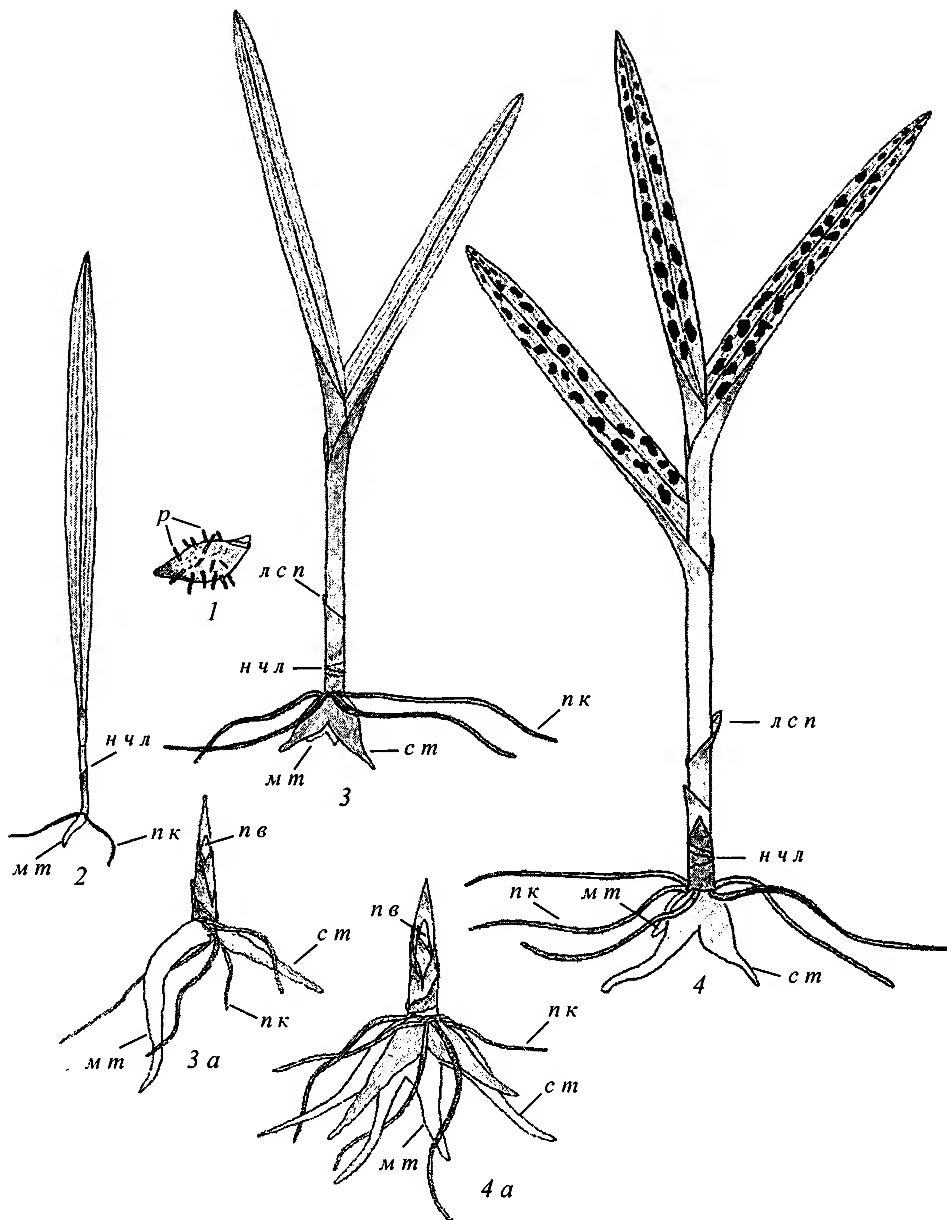


Рис. 1. Прегенеративный период в онтогенезе пальчатокоренника балтийского.

1 — протокорм, *2* — ювенильное растение, *3*— имматурное растение, *3а* — имматурная особь в состоянии временного покоя, *4* — виргинильное растение, *4а* — виргинильная особь в состоянии временного покоя; *л с п* — низовой лист со слабо выраженной пластинкой, *м т* — молодой тубероид, *н ч л* — низовой чешуевидный лист, *п в* — почка возобновления, *п к* — придаточный корень, *р* — ризоиды, *с т* — старый тубероид.

точными ризоидами (рис. 1, *1*). В базальной части протокорма присутствует гриб-симбионт. В большинстве случаев это грибы рода *Rhizoctonia* (Жизнь.., 1982). На апикальном участке, как и у особей *Dactylorhiza maculata* (Виноградова, 1999), закладывается конус нарастания вегетативного побега (Андронова, 2003). В течение нескольких лет протокорм ведет подземный образ жизни.

Ювенильные растения формируются по мере накопления питательных веществ в протокорме. Из почки протокорма развивается первый надземный побег с 1—2 низовыми чешуевидными листьями и одним зеленым листом, характеризующимся узколанцетной формой и отсутствием фиолетовых пятен. Подземная часть растения состоит из тубероида с одним корневым окончанием. В основании побега располагаются придаточные корни (рис. 1, *2*; табл. 1). Побеговой системе ювенильных особей, видимо, свойственно моноподиальное нарастание.

Почка возобновления имматурных растений развивает побег с 1—2 низовыми чешуевидными листьями, одним низовым листом со слабо выраженной пластинкой и двумя ланцетными листьями. Фиолетовые пятна на этих листьях встречаются у большинства особей. В июле у растений отмечено по два тубероида. Материнский (старый) — морщинистый, желто-коричневый с двумя корневыми окончаниями, отмирающий к концу сезона. Дочерний (молодой) — твердый белый, несущий почку возобновления (рис. 1, *3*; табл. 1). Иногда имматурные особи входят в состояние вторичного покоя. В этом состоянии они не развивают надземных побегов, но сохраняют жизнеспособность и существуют в виде подземных органов (Работнов, 1950). Они представлены двумя тубероидами: материнский не гибнет, а дочерний не развивает надземного побега (рис. 1, *3а*). Побеговой системе особей этого и последующих онтогенетических состояний свойственно симподиальное нарастание.

У виргинильных растений формируется побег с 3—4 низовыми чешуевидными листьями, 1—2 низовыми листьями со слабовыраженной пластинкой и 3 листьями, отличающимися продолговато-ланцетной формой. Фиолетовые пятна на листьях встречаются у всех особей. В июле у растений отмечено два тубероида. Материнский тубероид с двумя или четырьмя корневыми окончаниями (рис. 1, *4*; табл. 1). Иногда виргинильные особи входят в состояние вторичного покоя (рис. 1, *4а*).

Генеративный период представлен растениями трех онтогенетических состояний. Побег молодых генеративных растений несет 3—4 низовых чешуевидных листа, 1—2 низовых листа со слабовыраженной пластинкой и 4—7 листьев, характеризующихся продолговато-ланцетной формой. Из апикальной меристемы побега формируется верхушечное соцветие — густой многоцветковый короткоцилиндрический колос с 15—35 фиолетово-пурпурными цветками, расположенными в пазухах прицветных листьев. Завязь нижняя. Плод — ценокарпная многосемянная сухая коробочка, вскрывающаяся щелями. В июле у растений отмечено по два тубероида. Материнский тубероид с двумя или четырьмя корневыми окончаниями (рис. 2, *1*; табл. 1). У зрелых генеративных растений побег с 3—4 низовыми чешуевидными листьями, 2 низовыми листьями со слабо выраженной пластинкой и 5—8 продолговато-ланцетными листьями. Соцветие — густой многоцветковый длинноцилиндрический колос с 30—70 цветками. В июле у растений отмечено по два тубероида. Материнский тубероид с двумя или четырьмя корневыми окончаниями (рис. 2, *2*; табл. 1). Из почки возобновления старых генеративных растений формируется побег с 4—5 низовыми чешуевидными листьями, 2—3 низовыми листьями со слабо выраженной пластинкой и 7—8 листьями, характеризующимися продолговато-ланцетной формой. Соцветие — густой многоцветковый длинноцилиндрический колос с 60—80 цветками. В июле у растений отмечено по два тубероида. Материнский тубероид с четырьмя корневыми окончаниями (рис. 2, *3*; табл. 1).

Растения генеративного периода всех онтогенетических состояний могут переходить в группу временно нецветущих особей. Временно нецветущие осо-

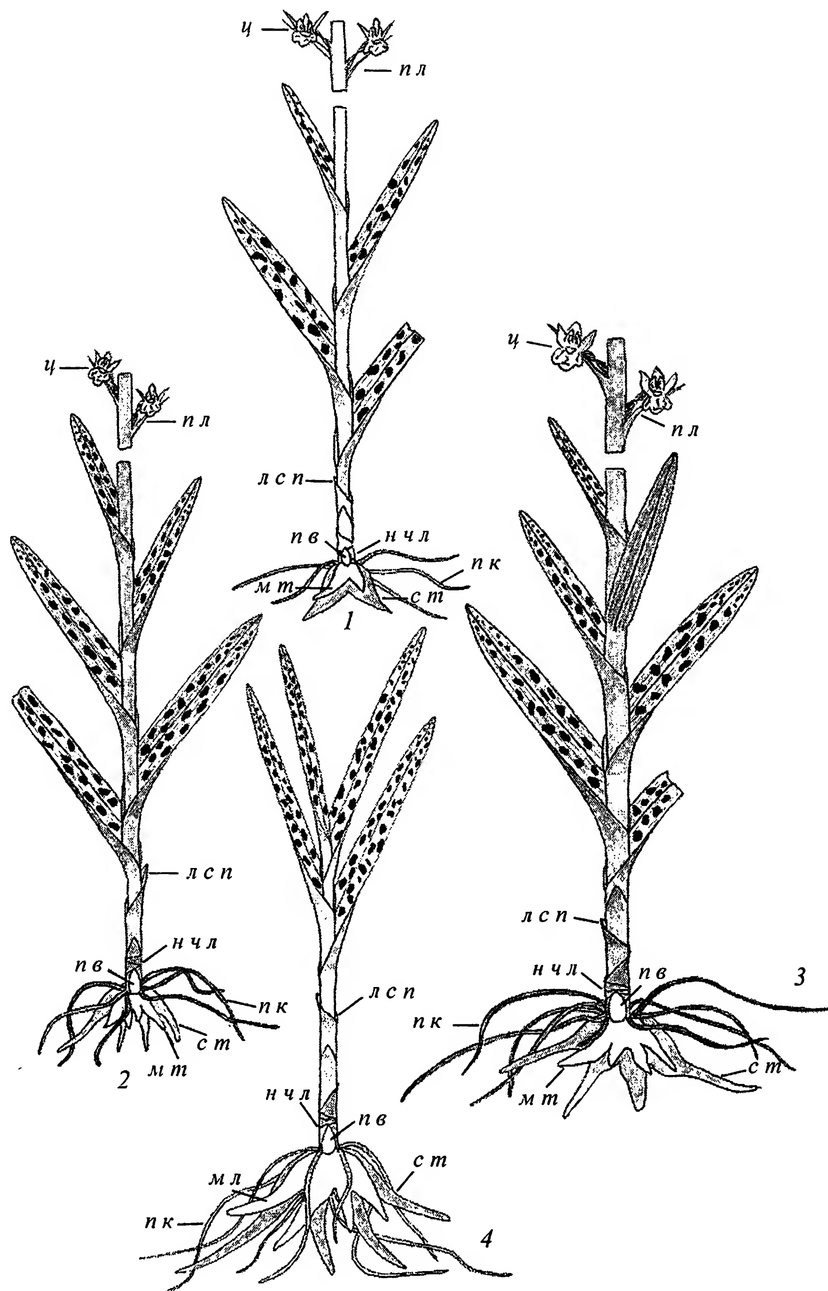


Рис. 2. Генеративный период в онтогенезе пальчатокоренника балтийского.

1 — молодое генеративное растение, *2* — зрелое генеративное, *3* — старое генеративное, *4* — временно нецветущее растение; *п л* — прицветный лист, *ц* — цветок. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

би это вегетирующие генеративные растения, у которых не формируются надземные генеративные побеги (Работнов, 1950). Такие особи развиваются, как правило, на следующий год после усиленного цветения и плодоношения. Они диагностируются по прошлогодним сухим генеративным побегам. Их вегетирующий побег несет 3—4 низовых чешуевидных листа, 1—2 низовых листа со слабо выраженной пластинкой и 4 продолговато-ланцетных листа. В июле у растений отмечено по два тубероида. Материнский тубероид с двумя или четырьмя корневыми окончаниями (рис. 2, *4*; табл. 1). Число корневых окончаний зависит от онтогенетического состояния особи. Продолжительность состояния обычно один год, но если особь не успевает восстановить запас пластических веществ, то оно может быть более длительным.

Влияние разных режимов сенокошения на состояние ценопопуляций

До середины 1980-х годов исследуемые луга интенсивно косились. В последующие годы одни участки лугов косились ежегодно, другие — нерегулярно, а третьи были заброшены. В результате сформировались местообитания с различными режимами сенокошения: ежегодное, сенокошение отсутствует 2—3 года, сенокошение отсутствует 4—10 лет, сенокошение отсутствует 11—20 лет.

Ежегодное сенокошение формирует луга с общим проективным покрытием травяного яруса 100 %. Видовая насыщенность до 40 видов на 100 м². Доминирующее положение занимают травы относительно небольших размеров: *Carex nigra* (L.) Reichard, *Cynosurus cristatus* L. и *Dactylorhiza longifolia*. Экологическая плотность ценопопуляции пальчатокоренника — 71 особь на 5 м². Онтогенетический спектр полночленный, с максимумом на имматурных растениях (рис. 3, *а*).

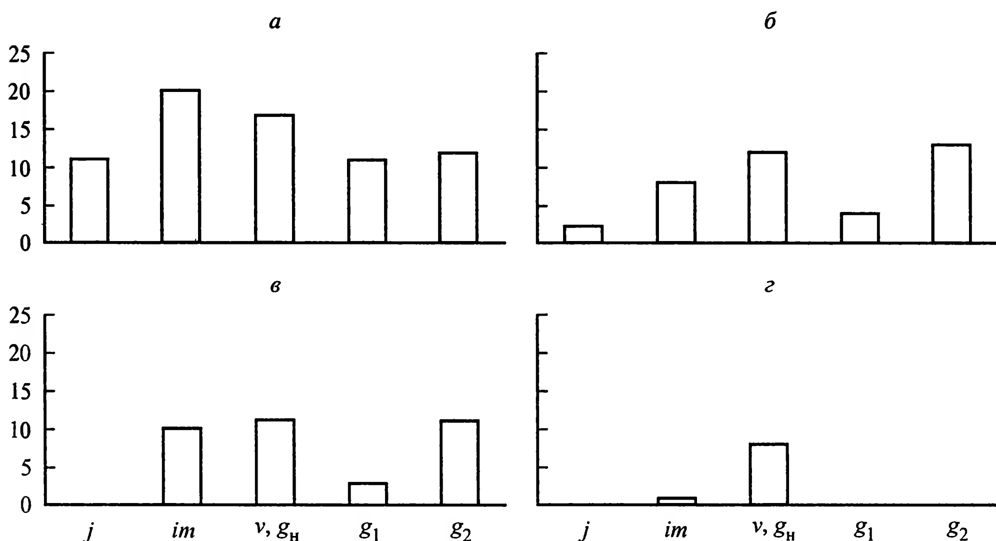


Рис. 3. Онтогенетический состав ценопопуляций пальчатокоренника балтийского при разных режимах сенокошения.

По оси абсцисс — онтогенетические состояния, по оси ординат — плотность особей на 5 м². *а* — ежегодное сенокошение, *б* — отсутствие сенокошения 2—3 года, *в* — отсутствие сенокошения 4—10 лет, *г* — отсутствие сенокошения 11—20 лет; *j* — ювенильное растение, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, g_1 — молодое генеративное, g_2 — зрелое генеративное, g_3 — старое генеративное, $g_н$ — временно нецветущее растение.

Такой тип спектра характерен для видов с большой семенной продуктивностью, которая определяет массовое развитие молодых особей (Ценопопуляции.., 1988). Наличие ювенильных растений объясняется тем, что пальчатокоренник успевает отцвести и сформировать плоды с жизнеспособными семенами до начала сенокошения. Высокая плотность имматурных особей указывает на достаточно быстрый переход ювенильных растений в это состояние, отличающееся относительно большой продолжительностью. Отмечена значительная плотность виргинильных и временно нецветущих растений. Генеративный период представлен молодыми и зрелыми генеративными растениями, плотность которых приблизительно одинакова.

При отсутствии сенокошения в течение 2—3 лет на лугах формируется травяной ярус с общим проективным покрытием 90—100 % и видовой насыщенностью до 35 видов на 100 м². Доминирующее положение занимает *Carex nigra*. В отличие от сообществ с ежегодным сенокошением в травяном ярусе появляется высокотравье (*Carex acuta* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.), а также встречается одиночный подрост кустарников (*Salix cinerea* L., *S. starkeana* Willd.) и деревьев (*Betula pubescens* Ehrh., *Salix pentandra* L.). Экологическая плотность ценопопуляции пальчатокоренника 39 особей на 5 м². Онтогенетический спектр полночленный двувершинный, с максимумами на виргинильных, временно нецветущих и зрелых генеративных особях (рис. 3, *б*). Двувершинные спектры часто формируются как временные варианты одновершинных и существуют недолго, что, видимо, связано с неравномерностью возобновления по годам (Ценопопуляции.., 1988). Участие ювенильных растений невелико. Видимо, формирующееся высокотравье затрудняет выживание молодого поколения пальчатокоренника. Плотность имматурных особей и группы, состоящей из виргинильных и временно нецветущих растений, остается такой же, как и при ежегодном сенокошении. Плодоносящие растения представлены молодыми и зрелыми генеративными особями. Среди них преобладают зрелые генеративные растения.

Отсутствие сенокошения в течение 4—10 лет способствует развитию взрослых кустарников (*Salix cinerea*, *S. rosmarinifolia* L., *S. starkeana*) и подроста деревьев (*Betula pubescens*, *Salix pentandra*). При этом виды располагаются отдельными плотными скоплениями, общее проективное покрытие которых 30—50 %, а высота 5—6 м. В травяном ярусе с общим проективным покрытием 90—100 % доминируют виды высокотравья: *Carex acuta* и *Filipendula ulmaria*. Видовая насыщенность до 30 видов на 100 м². Экологическая плотность ценопопуляции пальчатокоренника между скоплениями кустарников и подроста деревьев 35 особей на 5 м². Онтогенетический спектр неполночленный двувершинный, с максимумами на имматурных, виргинильных, временно нецветущих и зрелых генеративных особях (рис. 3, *в*). В нем отсутствуют ювенильные растения. Плотность особей остальных онтогенетических состояний остается такой же, как и при отсутствии сенокошения 2—3 года. Это свидетельствует о том, что при зарастании лугов кустарниками и деревьями до половины ценопопуляции пальчатокоренника еще находятся в устойчивом состоянии.

При отсутствии сенокошения в течение 11—20 лет местообитания пальчатокоренника зарастают древесной растительностью. При этом формируется ярус деревьев из *Betula pubescens*, *Populus tremula* L., *Salix pentandra* высотой 10—13 м. Видовой состав и высота кустарникового яруса по сравнению с предыдущим режимом природопользования не изменяются. Покрытие травяного яруса снижается до 50—75 %. Видовая насыщенность до 28 видов на 100 м². Экологическая плотность ценопопуляции пальчатокоренника при полном зарастании лу-

гов кустарниками и деревьями 9 особей на 5 м^2. Онтогенетический спектр фрагментарный, в нем отмечены только единичные особи прегенеративного периода (рис. 3, *г*). Это указывает на невозможность устойчивого оборота поколений в ценопопуляции пальчатокоренника.

Исследования показали, что наиболее подходящие местообитания для ценопопуляций пальчатокоренника — луга с ежегодным сенокошением или его отсутствием в течение 2—10 лет. С полным прекращением сенокошения луговые фитоценозы зарастают кустарниками и деревьями. Это приводит к уменьшению плотности ценопопуляций и невозможности семенного возобновления.

Влияние кабанов на состояние ценопопуляций

Известно, что кабаны часто выходят на луга, где питаются надземными и подземными органами многолетних травянистых растений (Саблина, 1955; Верещагин, Русаков, 1979). Маршрутные наблюдения показали, что начиная с середины августа в рацион кабанов входят подземные органы пальчатокоренника балтийского. На первый взгляд, это должно оказывать губительное воздействие на ценопопуляции пальчатокоренника, но на самом деле, наоборот. Луга, где отмечена регулярная роющая деятельность кабанов, характеризуются полночленными онтогенетическими спектрами ценопопуляций пальчатокоренника и относительно высокой плотностью ювенильных и имматурных особей (табл. 2). В сообществах с нерегулярной роющей деятельностью кабанов онтогенетические спектры, как правило, полночленные, но плотность ювенильных и имматурных растений незначительна. На лугах с отсутствием роющей деятельности кабанов онтогенетические спектры неполночленные, а молодое поколение представлено единичными имматурными особями. Это указывает на то, что трофическая деятельность кабанов поддерживает устойчивый оборот поколений ценопопуляций пальчатокоренника. Поддержание непрерывного оборота поколений осуществляется благодаря циклическому развитию популяционных локусов.

В развитии популяционных локусов выделено три этапа: 1) скрытые локусы, 2) молодые локусы, 3) зрелые локусы (рис. 4).

Скрытые популяционные локусы представлены прорастающими семенами и протокормами. Сначала кабаны находят надземные побеги пальчатокорен-

ТАБЛИЦА 2

Онтогенетический состав ценопопуляций пальчатокоренника балтийского в местообитаниях с различной роющей деятельностью кабанов, число особей на 5 м^2

Онтогенетические состояния	Местообитания		
	роющая деятельность кабанов		
	постоянная	нерегулярная	отсутствует
j	9	2	—
im	15	7	4
v, $g_н$	4	6	6
g_1	17	6	3
g_2	24	7	7
g_3	4	4	3

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 1.

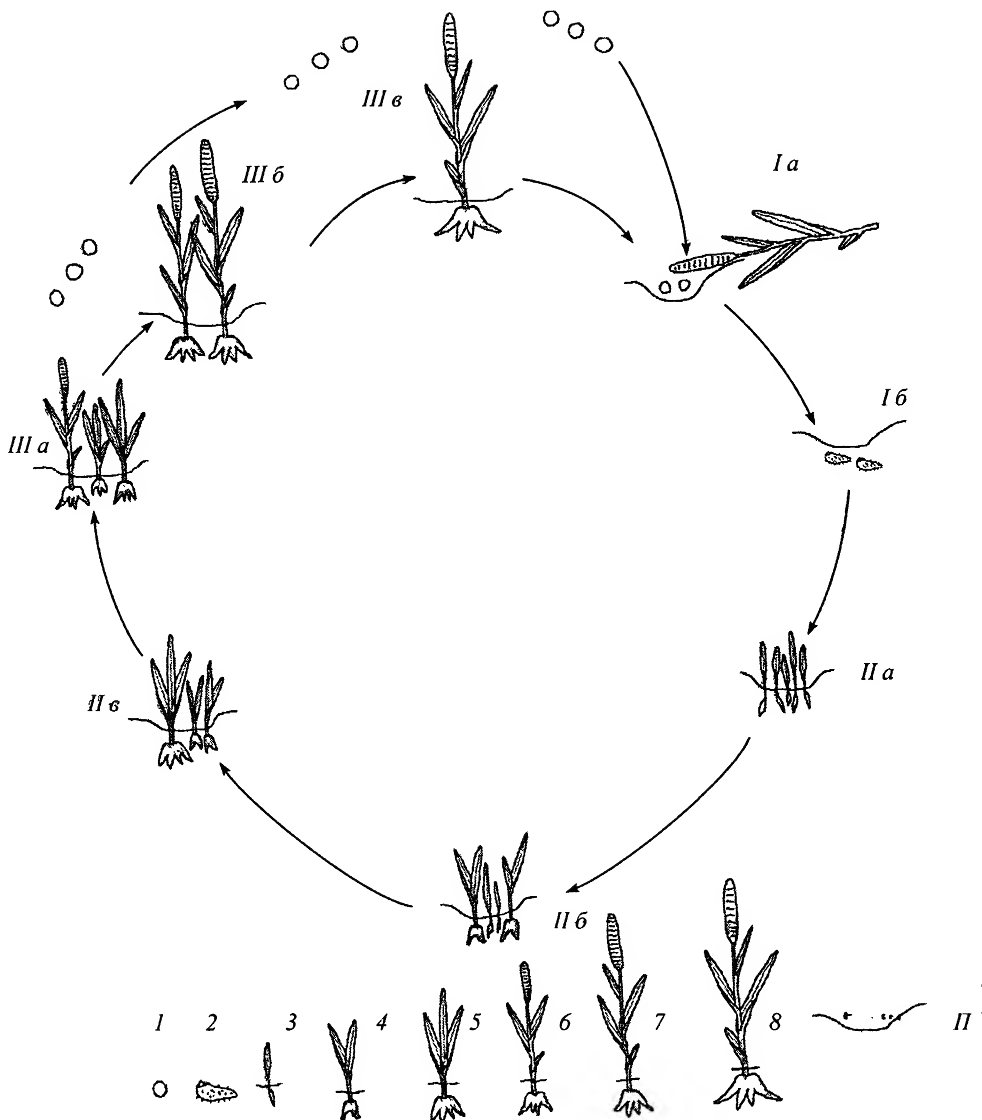


Рис. 4. Этапы циклического развития популяционных локусов пальчатокоренника балтийского на пороях, создаваемых кабанами.

I — скрытые популяционные локусы с прорастающими семенами (*а*) и с протокормами (*б*); *II* — молодые популяционные локусы с ювенильными особями (*а*), с ювенильными и имматурными особями (*б*), с имматурными и виргинильными особями (*в*); *III* — зрелые популяционные локусы с виргинильными и молодыми генеративными особями (*а*), с молодыми и зрелыми генеративными особями (*б*), со старой генеративной особью (*в*). Онтогенетические состояния: *1* — семя, *2* — протокорм, *3* — ювенильное растение, *4* — имматурное, *5* — виргинильное, *6* — молодое генеративное, *7* — зрелое генеративное, *8* — старое генеративное растение, *П* — нарушение покрова почвы, вызванное деятельностью кабанов. Стрелками показано направление развития популяционных локусов.

ника: в большинстве случаев это виргинильные и генеративные особи, обладающие наибольшей биомассой. Животные подрывают их и съедают богатые полисахаридами тубероиды. При этом образуются нарушения покрова почвы округлой формы площадью 0.01—0.03 м^2 (рис. 4, *Iа—Iб*). В некоторых сообществах на 1 м^2 отмечено до трех таких нарушений. Известно, что порои животных характеризуют-

ся обнаженным субстратом, повышенной аэрацией и значительной микробиологической активностью (Гусев, 1986; Завьялова, 1997). На такие обнаженные почвенные субстраты попадают семена из коробочек живых, а также погибших растений. При благоприятных условиях они прорастают. На этом этапе популяционный локус, представленный прорастающими семенами и протокормами, ведет скрытую подземную жизнь. Длительность этапа соответствует времени, которое необходимо для развития протокормов.

Молодые популяционные локусы представлены особями прегенеративного периода. Начало этапа связано с появлением ювенильных растений. По нашим наблюдениям, в одном нарушении может развиться до пяти ювенильных особей (рис. 4, *IIа*). Впоследствии выживают наиболее жизнеспособные растения, а более слабые погибают. При этом формируются локусы с разной плотностью и онтогенетической структурой. Например, они могут состоять из двух ювенильных и двух имматурных особей или двух имматурных и одной виргинильной особи (рис. 4, *IIб—IIв*). Это, видимо, связано с разным временем перехода особей в следующие онтогенетические состояния. Длительность этапа соответствует времени развития ювенильных, имматурных и виргинильных особей.

Зрелые популяционные локусы представлены особями прегенеративного и/или генеративного периода. Начало этапа связано с появлением генеративных растений (рис. 4, *IIIа*). В работе отмечены популяционные локусы с разной плотностью и онтогенетической структурой. Например, локусы могут состоять из двух виргинильных и одной молодой генеративной особи, или из двух зрелых генеративных особей, или из одной старой генеративной особи (рис. 4, *IIIб—IIIв*). Зрелые популяционные локусы привлекательней для кабанов, поскольку их особи формируют наиболее крупные тубероиды. Длительность этапа соответствует времени развития особей генеративного периода.

Таким образом, благодаря деятельности кабанов в сообществах с пальчатокоренником создаются нарушения покрова почвы, благоприятные для прорастания семян. На пороях кабанов сначала развиваются скрытые популяционные локусы, представленные прорастающими семенами и подземными протокормами, затем — локусы с особями прегенеративного периода, а потом — локусы с особями прегенеративного и/или генеративного периода (рис. 4). Благодаря циклическому развитию популяционных локусов в ценопопуляциях пальчатокоренника осуществляется устойчивый оборот поколений. Отсутствие кабанов может привести к уменьшению плотности ценопопуляций пальчатокоренника, поскольку в сообществах значительно сократятся площади нарушений покрова почвы, необходимые для прорастания семян и развития популяционных локусов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андронова Е. В. Особенности развития проростков некоторых видов рода *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) после их пересадки из культуры *in vitro* в природу // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 9. С. 105—109.

Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 224 с.

Булохов А. Д. Травянистая растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск, 2001. 296 с.

Вахрамеева М. Г. Род пальчатокоренник // Биологическая флора Московской области. М., 2000. Вып. 14. С. 55—100.

Верещагин Н. К., Русаков О. С. Копытные Северо-Запада СССР (история, образ жизни и хозяйственное использование). Л., 1979. 310 с.

Виноградова Т. Н. Два варианта развития ювенильных растений в естественной популяции *Dactylorhiza maculata* (L.) Soo s. l. (*Orchidaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1999. Т. 104. Вып. 4. С. 40—45.

Гусев А. А. Функциональная роль диких копытных животных в заповедных биогеноценозах // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников. М., 1986. С. 94—105.

Жизнь растений / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. М., 1982. Т. 6. 544 с.

Завьялова Л. Ф. Биогеоценотическая роль кабана в Дарвинском заповеднике и его значение в соседних сельхозугодьях // Научные исследования в заповедниках и национальных парках России (федеральный отчет за 1992—1993 годы). М., 1997. С. 99—100.

Красная книга Брянской области. Растения. Грибы. Брянск, 2004. 272 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Миркин Б. М., Розенберг Л. Г., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 224 с.

Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 2. 376 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 7—204.

Работнов Т. А. О некоторых терминах, используемых при изучении фитоценотических ценопопуляций // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 5. С. 91—94.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 431 с.

Саблина Т. Б. Копытные Беловежской Пущи. М., 1955. 192 с.

Татаренко В. Т. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 208 с.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 183 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

The ontogeny of *Dactylorhiza longifolia* is described. The effect of different mowing modes on the state of its cenopopulations has been established. The cenopopulations of *D. longifolia* are characterized by high density and complete spectrums of ontogeny under annual mowing or with lack of mowing for 2—10 years. With a longer lack of mowing (11—20 years), the decrease of cenopopulation density and incomplete spectrums of ontogeny are observed. An important part in the maintenance of *D. longifolia* cenopopulations is played by wild boars, which disturb cover to allow germination of the seeds and survival of the seedlings.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.715

© В. В. Бялт

НОВЫЕ КОМБИНАЦИИ В РОДАХ *BRYOPHYLLUM* И *KALANCHOË* (*CRASSULACEAE*)

V. V. BYALT. NEW COMBINATIONS IN THE GENERA *BRYOPHYLLUM* AND *KALANCHOË* (*CRASSULACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, отдел Гербарий высших растений (LE)
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: byalt66@mail.ru
Поступила 16.04.2007

Обсуждается самостоятельность рода *Bryophyllum* и предлагаются 12 новых комбинаций в роде *Bryophyllum*. Кроме того, приводится одна новая комбинация в роде *Kalanchoë* — *Kalanchoë auriculata* (E. Raadts) Byalt.

Ключевые слова: таксономия, новые комбинации, *Crassulaceae*, *Kalanchoë*, *Bryophyllum*, *Kitchingia*.

Род *Bryophyllum* Salisb. (*Crassulaceae* J. St. Hil.) является эндемичным для о-ва Мадагаскар и Коморских островов. Ряд видов рода широко культивируются, легко дичают и даже натурализуются. Благодаря человеку в настоящее время они широко расселились в разных частях света и являются пантропическими сорняками (например, *Bryophyllum pinnatum* (L. f.) Oken.).

Мы вполне согласны с мнением ряда авторов (Berger, 1930; Resende, 1951; Luzac-Marchal, 1974; Hart ‘t, 1995; Govaerts, 1996, и др.), что род *Bryophyllum* Salisb. достаточно четко отличается от рода *Kalanchoë* s. str. как морфологически, анатомически и генетически, так и своим обособленным ареалом. В частности, нам не удалось обнаружить в литературе достоверных случаев гибридизации между этими родами в природе. Известен случай искусственной гибридизации между видами этих родов (Resende, 1926, 1949—1951), но полученный гибрид — × *Bryokalanchoë lisbonensis* Resende — является практически стерильным (хотя при этом может легко размножаться вегетативно). Филогенетические построения на основе молекулярных данных показывают, что род *Kalanchoë*, без сомнения, является предковой группой для рода *Bryophyllum* (J. Thiede, устное сообщение; Thiede, 2004a, b). Однако в целом *Bryophyllum* составляет единую таксономическую единицу, по нашему мнению, вполне соответствующую отдельному роду. Имеющиеся сомнения у ряда авторов по поводу самостоятельности этого рода (Hamet, 1907, 1908; Boiteau, Allorge-Boiteau, 1995; Descoings, 2003, и др.) прежде всего основаны на том, что на Мадагаскаре встречаются виды *Kalanchoë* s. str. с высоко сросшимися от основания чашелистиками (например, *K. synsepala* Bak.). В то же время по всем остальным признакам эти виды являются типичными представителями рода *Kalanchoë*. Необходимо также подчеркнуть, что чашечка этих растений не вздутая, как у видов рода *Bryophyllum*, а плотно прижатая к венчику (что характерно для видов рода *Kalanchoë*). В эволюционном плане это может свидетельствовать о независимом от ро-

да *Bryophyllum* формировании сросшейся чашечки у этих видов. Такое явление, как независимая эволюция отдельных признаков, достаточно часто наблюдается в сем. *Crassulaceae.* Это, по нашему мнению, вовсе не свидетельствует о переходном характере между *Kalanchoë* и *Bryophyllum* таких видов, как *K. synsepala.* Тогда как виды, включавшиеся ранее в род *Kithingia* Bak., наоборот, показывают близкое сродство именно с видами рода *Bryophyllum* и должны быть включены в этот род в качестве отдельного подрода **(Bryophyllum subgen. Kitchingia (Baker) Byalt stat. et comb. nov.** — *Kitchingia* Baker, 1881, Journ. Linn. Soc., Bot. 18 : 268), а не в род *Kalanchoë*, как это обычно делают некоторые исследователи рода. Виды этого подрода отличаются прежде всего открытой, чашевидной чашечкой (а не вздутой и более или менее закрытой), но по другим признакам (характерное соцветие, повисающие цветки, строение цветков, планцентация и др.) очень похожи на виды подрода *Bryophyllum* subgen. *Bryophyllum.*

За последние годы были выявлены и описаны в роде *Kalanchoë* многие виды, несомненно относящиеся к роду *Bryophyllum* (Rauh, 1993; Rauh, Hebding 1997; Descoings, 1997, 2005a, b, и др.). В связи с отсутствием бинарных названий для этих видов в роде *Bryophyllum* мы предлагаем ряд новых комбинаций. Сюда же включены 2 вида, описанных как *Kitchingia,* для которых нет названий в роде *Bryophyllum* (*Kitchingia campanulata* Baker и *K. peltata* Baker). Для каждого вида приводятся краткая синонимика, информация о типовом образце, географическое распространение и, по возможности, его экология и фенология.

Bryophyllum bogneri (Rauh) Byalt comb. nov. — *Kalanchoë bogneri* Rauh, 1993, Kakt. and. Sukk. 44, 9 : 181—185, figs. 1006—1010.

Вид описан с о-ва Мадагаскар. Тип: Réserve naturelle, Tsingy du Bemara, Antsalova, XI 1991, Bogner 2138 (M, holo; P, HEID, iso).

Эндемик Зап. и Центр. Мадагаскара. Растет на утесах, в трещинах скал с гумусовыми карманами. Цветет в ноябре.

Bryophyllum humificum (Descoings) Byalt comb. nov. — *Kalanchoë humifica* Descoings, 2005, Crass. Madec. Novae : 14, pl. 4.

Описан с о-ва Мадагаскар. Тип: Descoings 28314 (P, holo) [Ex cult. B. Descoings («Origine: l'échantillon déscrit ici provient du jardin botanique d'Heidelberg (Allemagne)»].

Эндемик Мадагаскара.

Bryophyllum campanulatum (Baker) Byalt, Udalova et I.M. Vassil. comb. nov. — *Kitchingia campanulata* Baker, 1881, Journ. Linn. Soc. London, 18 : 269. — *Kalanchoë campanulata* (Bak.) Baill. 1885, Bull. Soc. Linn. Par. 1 : 469; Hamet, 1907, Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 7, 11 : 884; Boiteau et Mannoni, 1948, Cactus 13 : 9, fig. 4—6; B. Descoings, 2003, Ill. Handb. Succ. Pl. Crass. : 150. — *Kalanchoë campanulata* subsp. *typica* Boteau et Mannoni, 1948, Cactus 13 : 10, nom. illeg. (Art. 24.3). — *Bryophyllum campanulatum* (Baker) Hort. ex B. Descoings, 2003, Ill. Handb. Succ. Pl. Crass. : 150, in syn., nom. inval. (Art. 29.1).

Описан с о-ва Мадагаскар. Тип: Madagascar, Kitching s.n. (K!, holo; P, iso).

Эндемик Центр. и Вост. Мадагаскара. Растет на скалах в лесах, по краю леса и в бушленде.

Bryophyllum curvulum (Descoings) Byalt comb. nov. — *Kalanchoë curvula* Descoings, 1997, J. Bot. Soc. Bot. France, 4 : 79—81, pl. 1; Descoings, 2003, Ill. Handb. Succ. Pl. Crass. : 153.

Описан по культивируемым образцам, привезенным с Мадагаскара. Тип: «Herbier Jardin botanique n. 11. Ankaizina? Sans date (holo-, P)».

Эндемик Сев. Мадагаскара.

Bryophyllum cymbifolium (Descoings) Byalt comb. nov. — *Kalanchoë cymbifolia* Descoings, 1997, J. Bot. Soc. Bot. France, 4 : 81—83, pl. 2; B. Descoings, 2003, Ill. Handb. Succ. Pl. Crass. : 153.

Описан с Мадагаскара по рисунку. Тип: Anonymous s.n. (P [unpublished pl. 106]) (По протологу: «Planche N 106 [Bryophyllum Capuroni? Ambilobé (à l'exclusion de la figura n. 6 et de celle non numérotée située juste au dessus, ces deux figures figures étant barrées d'un trait au crayon sur l'original) (holo-, P)»).

Эндемик Сев. Мадагаскара (область Амбилобе).

Bryophyllum inauratum (Descoings) Byalt comb. nov. — *Kalanchoë inaurata* Descoings, 2005, Crass. Madec. Novae : 3, pl. 1.

Описан по культурным образцам, привезенным с Мадагаскара. Тип: Anonymous s.n. in Descoings 28310 (P) [Ex cult. B. Descoings («Origine: cette plante m'a été donnée par M. Philippe Richard, pépiniériste français spécialisté en plantes succulentes, comme venant de Madagascar, mais sans localisation précise; elle a fleuri en culture dans ma serre»)].

Эндемик Мадагаскара.

Bryophyllum laetivirens (Descoings) Byalt comb. nov. — *Kalanchoë laetivirens* Descoings, 1997, J. Bot. Soc. Bot. France, 4 : 85; B. Descoings, 2003, Ill. Handb. Succ. Pl. Crass. : 160, fig. XIX h.

Описан из Юго-Зап. Мадагаскара. Тип: S.W. Madagascar, Isalo, environs de Toliara (Tuléar), à quelques km au sud la route d'Anantsono (Saint Augustin), bord de chemin, plante échappé du jardin de l'auberge «La Mangrove», 25 XI 1994, B. Descoings 28234 (P, holo).

Эндемик Юго-Зап. Мадагаскара (район Исало). На обочинах дорог, среди кустарников. Цветет в ноябре-декабре.

Bryophyllum × lokarana (Descoings) Byalt comb. nov. — *Kalanchoë × lokarana* Descoings, 2005, J. Bot. Soc. France, 30 : 15—18, fig. 3 [*Bryophyllum laxiflora* × *B.* sp.].

Typus: Descoings 28303 (P, holo) [Ex cult. B. Descoings («Origine: extrême sud-est Madagascar, environs de Tolañaro (Fort-Dauphin), un peu au nord, baie de Lokaro»)].

Distr.: E. Afr. (Madagascar — природный гибрид).

Примечание. По данным Descoings (2005), второй родительский вид для гибрида достоверно неизвестен, но им может быть один из следующих видов: *B. fedtschenkoi* (Hamet et H. Perr.) Lauzac-Marchal, *B. waldheimii* (Hamet et H. Perr.) Lauzac-March., *Bryophyllum lauzac-marchaliae* Byalt, *B. rosei* (Hamet et H. Perrier) A. Berger или *B. marnierianum* (Jacobsen) Govaerts.

Bryophyllum peltatum (Baker) Byalt, Udalova et I.M. Vassil. comb. nov. — *Kitchingia peltata* Baker, 1883, Journ. Linn. Soc. 20 : 140. — *Kalanchoë peltata* (Baker) Baill. 1885, Bull. Soc. Linn. Par. 1 : 468; Hamet, 1907, Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 7, 11 : 883; Boteau, 1948, Cactus 13 : 9, fig. 2, 3; Maire, 1976 (pub. 1977), in P. Quézel, Fl. Afr. Nord, 14 (Encycl. Biol., 70) : 263, fig. 91; Springate, 1995, Eur. Gard. Fl. 4, 2 : 180; B. Descoings, 2003, Ill. Handb. Succ. Pl. Crass. : 168. — *Kalanchoë peltata* var. *typica* Boteau et Mannoni, 1948, Cactus 13 : 8, nom. illeg.

Описан из Центр. Мадагаскара. Тип: Madagascar, central region, E of Prov. Imérina, forest Andrangoloaka, s.d., G.W. Parker s.n. (K?).

Эндемик Центр. и Вост. Мадагаскара. — В листопадных и дождевых лесах, на тенистых и сырых скалах; до 1600 м над ур. м.

Bryophyllum peltigerum (Descoings) Byalt comb. nov. — *Kalanchoë peltigera* Descoings, 2005, Crass. Madec. Novae : 6, pl. 2.

Описан из культуры с Мадагаскара. Тип: Richaud s.n. in Descoings 28316 (P) [Ex cult. B. Descoings («cette plante m'a été donnée par M. Philippe Richard qui l 'à récoltée aux environs de Tsivory, au nord bassin du fleuve Mandraré, dans le sud-est de Madagascar»).

Эндемик Юго-Вост. Мадагаскара (бассейн р. Мандраре).

Примечание. Вид является промежуточным между *Bryophyllum peltatum* (Baker) Byalt (по пельтатным листьям) и *B. fedtschenkoi* (по строению цветков).

Bryophyllum × rechingeri (Hamet ex Rauh et Hebding) Byalt comb. nov. — *Kalanchoë × rechingeri* Hamet ex Rauh et Hebding, 1995, Succulentes, 18, 1 : 16—18, ills. [*B. beauverdii × B. tubiflora*].

Описан по культивирумым растениям, полученным с Мадагаскара. Тип: Madagascar, Anonymus s.n. Cult. in Bot. Garden Heidelberg 74213 (HEID, holo).

Эндемик Мадагаскара. Природный гибрид.

Bryophyllum sanctulum (Descoings) Byalt comb. nov. — *Kalanchoë sanctula* Descoings, 1997, J. Bot. Soc. Bot. France, 4 : 87; B. Descoings, 2003, Ill. Handb. Succ. Pl. Crass. : 174.

Описан с о-ва Мадагаскар. Тип: Madagascar, Madagascar, sud-est, région de Tôlanara (Fort Dauphin), environs d'Amboasary, route d'Ambovombé, collines boisées, sol léger, en exposition éclairée, 13 XI 1994, Descoings 28180 (P, holo).

Эндемик Юго-Вост. Мадагаскара (область Таоланаро). Растет на сухих облесенных холмах, на солнечных местах. Цветет в октябре-ноябре.

Kalanchoë auriculata (E. Raadts) Byalt comb. nov. — *Kalanchoë nyikae* Engler subsp. *auriculata* E. Raadts, 1977, Willdenowia, 8, 1 : 113; G. E. Wickens, 1987, Fl. Trop. E. Afr. : 36.

Описан из Вост. Африки (Танзании). Тип: Tanzania, Musoma Distr., Bolgonja [Bologonja], R. Greenway 10760 (K!, holo, EA, PRE, iso).

Эндемик Восточной тропической Африки (Танзании и Кении). В густых зарослях кустарников или редком бушленде, обычно на скалах или каменистых склонах; 700—1800 м над ур. м.

Примечание. Эти растения, по нашему мнению, достаточно хорошо отличаются от *K. nyikae* Engler subsp. *nyikae* характерными листьями и рядом других признаков и вполне заслуживают повышения ранга до уровня вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бялт В. В. Новое название для *Bryophyllum serratum* (*Crassulaceae*) (The new name for *Bryophyllum serratum* (*Crassulaceae*)) // Кактус-клуб, 1999. № 3. С. 27.

Бялт В. В. Заметки о некоторых видах родов *Kalanchoë* Andr. и *Bryophyllum* Salisb. (*Crassulaceae*) // Новости систематики высших растений. 2000. Т. 32. С. 50—52.

Berger A. Fam. *Crassulaceae* DC. In: A. Engler und Prantl K. Natürliche Pflanzenfamilien 2 Aufl. Leipzig, 1930. Bd 18a. S. 352—483.

Boiteau P., Allorge-Boiteau L. Les *Kalanchoë* (Crassulacées) de Madagascar. Systématique, écophysiologie et phytochemie. Paris, 1995. 252 p.

Descoings B. Crassulaceae Madecassae Novae. Aubenas (F): Société Botanique de l'Ardèche, 2005a. 18 p.

Descoings B. Kalanchoë Adans. // In: Eggli U. (ed.). Illustrated Handbook of Succulent Plants Vol. VI. *Crassulaceae*. Heidelberg (D): Springer, 2003. Vol. 6. P. 143—181. 8 photos.

Descoings B. Note sur quelques espèces nouvelles de Kalanchoë (*Crassulaceae*) de Madagascar // Journ. Bot. Soc. Bot. France, 1997. T. 4. P. 79—90.

Descoings B. Sur quelques *Kalanchoë* (*Crassulaceae*) hybrids de Madagascar // Journ. Bot. Soc. Bot. France. 2005b. T. 30. P. 3—18.

Hamet R. Monographie du genre *Kalanchoë* // Bull. Herb. Boiss. Ser. 2. 1907. Vol. 7. P. 869—900.

Hamet R. Monographie du genre *Kalanchoë* // Bull. Herb. Boiss. Ser. 2. 1908. Vol. 8. P. 17—48.

Hart 't H. Infrafamilial and generic classification of the *Crassulaceae*. // Hart H.'t, Eggli U. (eds). Evolution and systematics of the *Crassulaceae*. Leiden, 1995. P. 159—172.

Govaerts R. Bryophyllum Salisb. // World checklist of seed plants. London, 1996. Vol. 2. Pt 1—2. P. 13.

Luzac-Marichal M. Réhabilitation du genre *Bryophyllum* Salisb. (Crassulacées Kalanchoidées) // Compt. Rend. Hebd. Seances Acad. Sci., D (Paris). 1974. T. 278. N 20. P. 2505—2508.

Rauh W. Kalanchoë bogneri Rauh ein bemerkenswerter Neufund aus Westmadagaskar // Kakt. and. Sukk. 1993. Bd 44. Hf 9. S. 181—185.

Rauh W., Hebding R. New Kalanchoës from south and southwest Madagascar // Bradleya, 1997. Vol. 15. P. 1—12.

Resende F. Contribution to the physiology of development of the inflorescence and of the single flower of *Bryophyllum* and *Kalanchoë* // Portug. Acta Biol. A. 1951. Vol. 1949—51 (Vol. R. B. Goldschmidt). P. 729—784.

Resende F. Híbridos intergenéricos e interspecíficos em *Kalanchoideae*. I // Bol. Soc. Portug. Ci. Nat. 2a. 1926. Vol. 6. P. 241—244.

Thiede J. Phylogenetics, systematics and classification of the *Crassulaceae*: state-of-the-art and prospects for the future // Abstr. of 28th IOS Congr. Systematics, ecology, and biological interactions of succulent plants, Hamburg, May 31st—June 5th 2004. Hamburg, 2004a. P. 65.

Thiede J. Systematics of the *Crassulaceae*: clades, synapomorphies, and a revised classification // Abstr. of 28th IOS Congress Systematics, ecology, and biological interactions of succulent plants, Hamburg, May 31st—June 5th 2004. Hamburg, 2004b. P. 66.

SUMMARY

In the article the independence of genus *Bryophyllum* are discussed and 12 new combinations in genus *Bryophyllum* are proposed. Besides one new combination in genus *Kalanchoë—Kalanchoë auriculata* (E. Raadts) Byalt is given.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.33

© А. Д. Потемкин, Л. Е. Курбатова, В. М. Коткова

НОВЫЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ ДЛЯ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ И РОССИИ ПЕЧЕНОЧНИКИ С ОСТРОВА ГОГЛАНД (ФИНСКИЙ ЗАЛИВ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ)

A. D. POTEMKIN, L. E. KURBATOVA, V. M. KOTKOVA. LIVERWORTS FROM HOGLAND ISLAND (BALTIC SEA, GULF OF FINLAND) NEW AND LESS KNOWN FOR THE LENINGRAD REGION AND RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: Potemkin_alexey@mail.ru
Поступила 22.05.2007
Окончательный вариант получен 09.08.2007

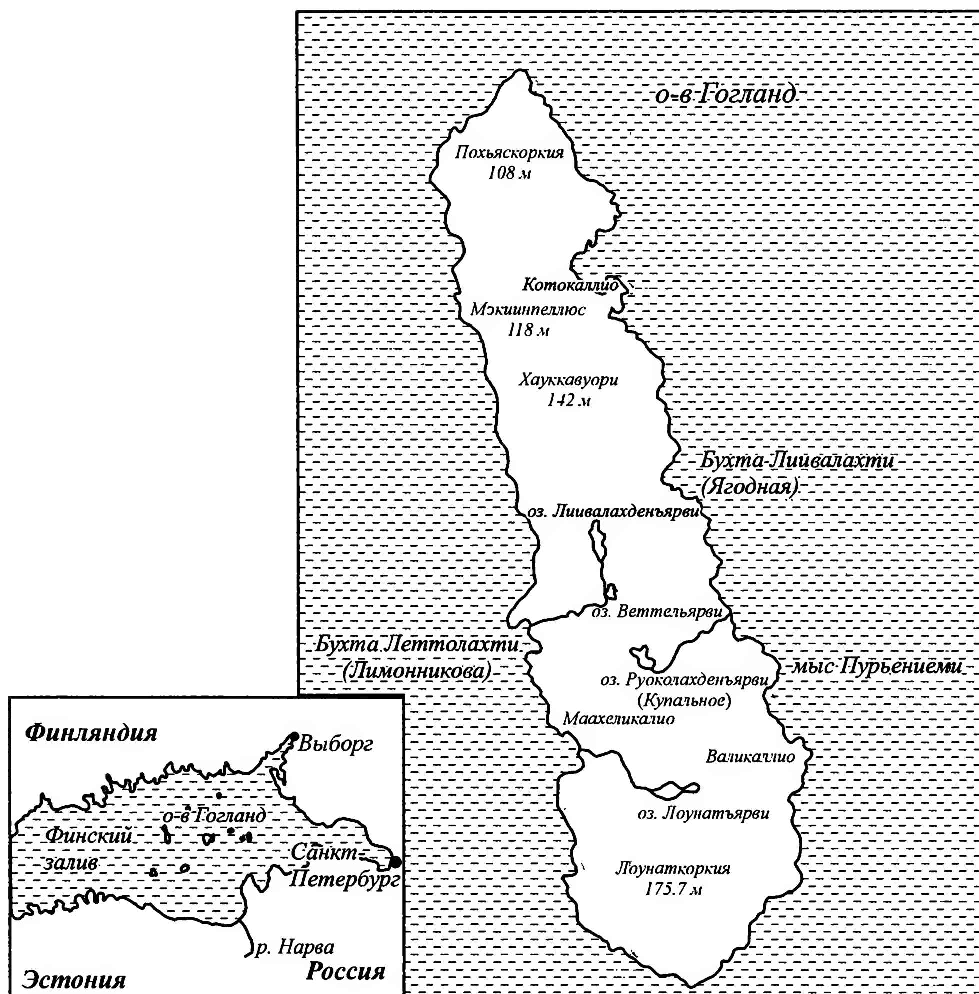
Приводится аннотированный список 24 новых и малоизвестных для Ленинградской обл. и России видов с о-ва Гогланд Финского залива Балтийского моря, содержащий данные о местонахождении видов, их экологии, распространении и репродуктивном состоянии. Впервые для России приводится *Frullania fragilifolia*, для Ленинградской обл. — *Anastrophyllum mixauchii*, *Barbilophozia atlantica*, *Diplophyllum albicans*, *D. taxifolium*, *Gymnomitrion obtusum*, *Lophozia savicziae*, *L. sudetica*, *Porella cordaeana*, *Scapania nemorea*, *Tetralophozia setiformis*. 13 видов включены в Красную книгу Ленинградской обл. (2000) или/и Красную Книгу Восточной Фенноскандии (1998). Ряд видов известен в области из единичных местонахождений. Местонахождения многих видов на острове изолированы от основной части их ареала и находятся на границе их распространения.

Ключевые слова: печеночники, Ленинградская обл., Россия, о-в Гогланд, Финский залив Балтийского моря, редкие виды.

Несмотря на почти 250-летнюю историю изучения флоры печеночных мхов Ленинградской обл. (Потемкин, Андреева, 1999), ее видовой состав выявлен еще не полностью. В августе 2006 г. Л. Е. Курбатова провела сборы печеночников на ранее еще не изучавшемся отечественными бриологами труднодоступном и уникальном по своим физико-географическим условиям о-ве Гогланд (60°01′—60°06′ с. ш., 26°56′—27°00′ в. д.).[1] Кроме того, В. М. Котковой в гербарии Ботанического музея университета г. Хельсинки (H (сектор Herbarium Fennoscandia Orientalis), H-SOL) было обнаружено несколько десятков образцов, собранных финскими ботаниками на о-ве Гогланд во второй половине XIX—первой половине XX в. Среди этих материалов были также выявлены виды, ранее неизвестные для флоры области.

Ниже приводится аннотированный список новых и малоизвестных для Ленинградской обл. и России видов, основанный на определении А. Д. Потемкиным коллекции Курбатовой и изучении образцов из Ботанического музея университета Хельсинки, собранных S. O. Lindberg, M. Brenner и E. Häyrén. В списке для всех видов указаны данные этикеток образцов, наличие репродуктивных обра-

[1] Характеристика физико-географических условий о-ва Гогланд приводится в монографии Е. А. Глазковой (2001).



Местоположение и карта-схема о-ва Гогланд с указанием мест сбора печеночников (по Е. А. Глазковой, 2001, с изменениями).

зований, ссылка на гербарий, в котором хранится образец, а также сведения о распространении вида и при необходимости таксономические комментарии. Кроме того, для некоторых видов, известных только по сборам финских ботаников, по неопубликованной магистерской диссертации K. Karttunen (1986), в кавычках приводится перевод отсутствующих на этикетках данных по экологии видов, восстановленный им из неопубликованной рукописи S. O. Lindberg «Musci Hoglandici». Финские названия местонахождений на этикетках (если они установлены) переведены по Е. А. Глазковой (2001) и соответствуют названиям, приведенным на карте-схеме (см. рисунок). Впервые публикуемые для области виды отмечены значком «*», для России — «**», включенные в Красную книгу Ленинградской обл. — «!», в Красную Книгу Восточной Фенноскандии (Red.., 1998) — «#».

**#*Anastrophyllum michauxii* (F. Weber) H. Buch. — на затененных сырых скалах горы Тервамяки под пологом елового леса на берегу оз. Лиивалахденъярви с *Ana-*

strophyllum minutum (Schreb.) R. M. Schust., *A. saxicola*, *Barbilophozia attenuata* (Mart.) Loeske, *Bazzania trilobata*, *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dumort., *Lophozia longidens* (Lindb.) Macoun, 6 VIII 2006, Курбатова № 10 (LE). Со следами образования выводковых почек на отдельных листьях. Вид представлен mod. *mesoderma* с отчетливым низбеганием дорсальной лопасти и часто с характерным зубцом при ее основании. Вследствие невыраженности характерного для этого вида отгиба вперед дорсальной лопасти такие формы могут быть приняты за виды рода *Marsupella* Dumort., от которых отличаются более или менее изодиаметрическими на поперечном срезе коровыми клетками стебля, частым развитием зубца при основании дорсальной лопасти, а также выводковых почек, не известных для видов рода *Marsupella*.

!*A. saxicola* (Schrad.) R. M. Schust. — на затененных сырых скалах горы Тервамяки под пологом елового леса на берегу оз. Лиивалахденъярви с *Anastrophyllum minutum*, *Barbilophozia attenuata*, *Bazzania trilobata*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Lophozia longidens*, 6 VIII 2006, Курбатова № 10 (LE). Ранее вид также неоднократно находился на острове финскими ботаниками (H).

**Barbilophozia atlantica* (Kaal.) Müll. Frib. — на открытых «бараньих лбах» в скальных сосняках севернее бухты Лиивалахти (Ягодной), 6 VIII 20-06, Курбатова № 11 (LE). Форма с преимущественно двулопастными листьями. Haukkavuori (Хауккавуори), 19 VII 1939, Häyrén, det. H. Buch (H).

!*Bazzania trilobata* (L.) Gray — неоднократно собран на острове в скальных местообитаниях Курбатовой (№ 4, 10, 20, LE), а также финскими ботаниками (H). Редкий, известный из единичных местонахождений в области вид.

Chiloscyphus fragilis (A. Roth) Schiffn. — по берегу ручья, вытекающего из оз. Лоунатъярви, 8 VIII 2006, Курбатова (LE). Ранее для острова вид был выявлен I. Järvinen (1983: Fig. 61) при изучении образца (без указания местонахождения), собранного S. O. Lindberg в июне 1867 г. и определенного как *C. rivularis* (H). Редкий, известный из единичных местонахождений в области вид (Потемкин, Коткова, 2006).

**Diplophyllum albicans* (L.) Dumort. — на сырых вертикальных стенках (высотой около 1 м) «бараньих лбов» у болотца у главной дороги примерно в 800 м южнее оз. Руоколахденъярви (Купальное), 11 VIII 2006, Курбатова № 21а (LE). На затененных сырых скалах горы Тервамяки под пологом елового леса на берегу оз. Лиивалахденъярви. 06 VIII 2006, Курбатова № 10 (LE). Однажды (№ 21а) с выводковыми почками. Ранее неоднократно находился на острове финскими ботаниками (H). Ближайшие местонахождения в России в Мурманской обл. (Шляков, Константинова, 1982).

**D. taxifolium* (Wahlenb.) Dumort. — на влажных затененных вертикальных стенках ущелья, в 500 м к СЗЗ от горы Похъяскоркия с *Calypogeia integristipula* Steph., 05 VIII 2006, Курбатова № 4 (LE). Ранее неоднократно находился на острове финскими ботаниками (H). Ближайшие местонахождения в Приладожье (Karelia ladogensis — Arnell, 1956).

!*Frullania dilatata* (L.) Dumort. — Purjeniemi (мыс Пуръениеми), 26 VI 1867, Lindberg (H). Purjeniemenkallio (Пуръениемикаллио), 26 VI 1867, Brenner vide Buch, det. Потемкин (H). Очень редкий в области вид, известный кроме Гогланда только с Кургальского п-ова (Красная.., 2000).

***#*F. fragilifolia* (Taylor) Gottsche, Lindb. et Nees (см. таблицу-вклейку). — Mäkinpäällys (Мэкиинпеллюс), 26 VI 1867, Lindberg (H). Kotikallio (? Котокаллио), 2 VIII 1868, Brenner det. Buch, rev. Потемкин (H). Ylikäylävä и NO sidan av Ylikäylävä, 7 VIII 1868, Brenner det. Buch (H). Первое достоверное указание вида для России. Ближайшие местонахождения в южной Финляндии (Arnell, 1956; Damsholt, 2002). Р. Н. Шляков (1982: 67), ссылаясь на Arnell (1956), приводил вид под вопросом для Ленинградской обл., хотя Arnell (1956: 257) однозначно относил указание вида для провинции Karelia australis к Финляндии.

#*F. tamarisci* (L.) Dumort. — на вертикальных стенках «бараньих лбов» (высотой около 2—2.5 м) северной экспозиции вдоль тропы в бухту Леттолахти (Лимонникова), 7 VIII 2006, Курбатова № 15 (LE). Спороносящие растения. Kintumäki, 26 VI 1867, Brenner (H). Pohjaskorkea (Похъяскоркия), 26 VI 1867, Lindberg (H). Очень редкий вид, известный ранее из Ленинградской обл. только по литературным данным (см.: Потемкин, Андреева, 1999).

#*Geocalyx graveolens* (Schrad.) Nees — «на почве влажных скал к северу от горы» Pohjaskorkea (Похъяскоркия), 20 VI 1867, Lindberg (H). Vällikalio (Валликалио), 26 VI 1867, Lindberg (H). Очень редкий в области вид, недавно найденный в низовьях р. Волхов (Потемкин, Коткова, 2006) и ранее приводившийся только по данным финских бриологов (см.: Потемкин, Андреева, 1999).

**Gymnomitrion obtusum* Lindb. — на сырых вертикальных стенках (высотой около 1 м) «бараньих лбов» у болотца у главной дороги южнее оз. Руоколахденъярви (Купальное), 11 VIII 2006, Курбатова № 21а (LE). Мужские растения. Maahelinkalio (Маахелинкалио), 10 VIII 1868, Brenner det. Lindberg как *G. concinnatum* (Lightf.) Corda, det. Buch, rev. R. Grolle (H). «на крутых склонах и сухой вершине горы Лоунаткоркия», 27 VI 1868 Brenner, rev. Grolle (H-SOL). Ближайшие местонахождения в Приладожье и Прионежье (Karelia ladogensis и Karelia olonetsensis — Arnell, 1956).

!*Lejeunea cavifolia* (Ehrh.) Lindb. — на скалах по дороге в бухту Леттолахти (Лимонникова) сплошными покрытиями и в смеси с *Tritomaria quinquedentata* (Huds.) H. Buch, 7 VIII 2006, Курбатова № 15 (LE). С периантиями. Неоднократно находился на острове финскими ботаниками (H). Очень редкий в области вид, известный кроме о-ва Гогланд только с Кургальского п-ова (Красная.., 2000) и из-под Выборга (Потемкин, Коткова, 2003).

**Lophozia savicziae* Schljakov — на сырых вертикальных стенках (высотой около 1 м) «бараньих лбов» вместе с *Gymnomitrion obtusum* и *Tritomaria quinquedentata* у болотца у главной дороги южнее оз. Руоколахденъярви (Купальное), 11 VIII 2006, Курбатова № 21а (LE). Самое южное указание для европейской части ареала. Ближайшие местонахождения в Мурманской обл. (Шляков, Константинова, 1982). Аркто-монтанный вид. Растения сходны с описанными из Мурманской обл. (Шляков, 1973). Характеризуются округлыми и овальными масляными телами зернистого строения, 5—6 × 5—10 мкм, по (3)4—8(10) в клетках листа.

**L. sudetica* (Huebener) Grolle — Pohjaskorkea (Похъяскоркия), 20 VI 1867, Brenner det. Buch (H). Vetteljarvi (Веттельярви). 25 VI 1867, Lindberg det. Buch (H). С выводковыми почками и андроцеями. Самое южное местонахождение в европейской части России. Ближайшие местонахождения в Муезерском р-не Карелии (Потемкин, 2006).

!#*Metzgeria furcata* (L.) Dumort. — «на скалах, довольно редко» Pohjaskorkea (Похъяскоркия), 20 VI 1867, Brenner det. Buch (H). Haukkavuori (Хауккавуори), 25 VI 1867, Lindberg. Женские растения (H). Редкий, известный из единичных местонахождений в области вид.

!*Mylia taylorii* (Hook.) Gray — Pohjaskorkea (Похъяскоркия), 20 VI 1867, Lindberg (H); 21 и 31 VI 1867, Brenner (H); 21 VII 1939, Häyrén (H). Редкий, известный из единичных местонахождений в области вид.

*#*Porella cordaeana* (Huebener) Moore — Haukkavuori (Хауккавуори), 23 VI 1867, Brenner как *Madotheca platyphylla* (L.) Dumort. det. Потемкин (H); там же, 23 VI 1867, Lindberg как *P. dentata* (Hart.) Lindb. (синоним *P. cordaeana*) (H-SOL). Karttunen (1986), цитируя только последний образец, ошибочно отнес его к *Porella platyphyla* (L.) Pfeiff.

#*Riccardia chamaedryfolia* (With.) Grolle — in ripa lacus Ruokolahenjärvi (на берегу оз. Руоколахденъярви), 26 VI 1867, Lindberg (H-SOL). Образец не найден, цитируется по Karttunen (1986). Кроме этого местонахождения, вид известен из области с территории планируемого заказника «Сестрорецкое болото» (Потемкин, Коткова, 2006).

#*Riccardia incurvata* Lindb. — Ruokolahenjärvi (Руоколахденъярви), 27 VI 1867, leg. et det. Lindberg как *R. multifida* (L.) Gray, det. Karttunen, rev. Потемкин (H). Ранее для области вид указывался с Карельского перешейка (Arnell, 1956), по-видимому, на основании образца из окр. пос. Мичуринское (бывш. Valkjärvi), расположенного в центральной части Карельского перешейка (H).

#*Scapania compacta* (Roth) Dumort. — Ad lign. putr. et inter musqos in monte (на гнилой древесине и среди мхов на горе) Haukkavuori (Хауккавуори), 23 VI 1867, Lindberg det. Buch, rev. Потемкин (H). Единственное указание этого европейского приатлантического вида для России. Ближайшие местонахождения в Южной Финляндии и Швеции (Damsholt, 2002). Включен в Красную Книгу Восточной Фенноскандии (Red.., 1998) со статусом 1 — «Endangered» — «угрожаемый» в Ленинградской области и 0 — «Extinct» — «вымерший» в Финляндии. В связи с исчезновением вида в Финляндии целесообразно подтверждение существования популяции вида на о-ве Гогланд.

S. lingulata H. Buch. — на вертикальных стенках «бараньих лбов» (высотой около 2—2.5 м) северной экспозиции вместе с *Tritomaria quinquedentata* вдоль тропы в бухту Леттолахти (Лимонникова), 7 VIII 2006, Курбатова № 15 (LE). Второе указание вида для области. Ранее приводился из-под Выборга (Потемкин, Коткова, 2003).

**S. nemorea* (L.) Grolle. — Haukkavuori (Хауккавуори), 23 VI 1867, Lindberg (H), det. Buch (H). Без указания местонахождения на острове, 1903, Häyrén, det. Потемкин. С выводковыми почками и андроцеями (H). Первое указание вида для области. Ближайшие местонахождения в Южной Финляндии и Приладожье (Karelia ladogensis — Arnell, 1956; Damsholt, 2002).

**Tetralophozia setiformis* (Ehrh.) Schljakov — «на сухом склоне восточной экспозиции горы Лоунаткоркия» (Lounatkorkia), 10 VIII 1868, Brenner det. Lindberg, rev. Потемкин (H-SOL). Самое южное указание в России для европейской части ареала. Ближайшие местонахождения в Приладожье (Karelia ladogensis — Arnell, 1956). Аркто-монтанный вид.

Таким образом, большое количество новых и малоизвестных для Ленинградской обл. и России видов печеночников, включая виды выявленные близ северной и южной границ их распространения, указывают на ценность острова как уникального природного объекта Ленинградской обл. и России в целом и свидетельствуют о необходимости дальнейшего планомерного исследования его бриофлоры.

Благодарности

Выражаем глубокую признательность проф. Teuvo Ahti (Botanical Museum, University of Helsinki) за разнообразную помощь в работе с гербарием Ботанического музея университета Хельсинки и литературными источниками и О. М. Афониной за внимательное прочтение рукописи и ценные замечания. Благодарим куратора гербария Ботанического музея университета Хельсинки проф. Sinikka Piipo за предоставление необходимых образцов для исследования.

Работа выполнена при поддержке С.-Петербургского научного центра РАН (проект Бриологическая экспедиция), Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 05-04-49658а и 07-04-00325а) и Программы фундаментальных исследований президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» (проект «Печеночники и антоцеротовые России»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глазкова Е. А. Флора островов восточной части Финского залива. СПб., 2001. 348 с.

Красная книга природы Ленинградской области. Т. 2. Растения и грибы / Под ред. Г. А. Носкова. СПб., 2000. 672 с.

Потемкин А. Д. К флоре печеночников планируемого национального парка Тулос (Муезерский р-н Республики Карелия) // Новости систематики низших растений. 2006. Т. 40. С. 321—329.

Потемкин А. Д., Андреева Е. Н. Печеночники и антоцеротовые Ленинградской области // Тр. Санкт-Петербургского о-ва естествоиспытателей. 1999. Сер. 6. Т. 2. С. 261—270.

Потемкин А. Д., Коткова В. М. Печеночники музея-заповедника «Парк Монрепо» (г. Выборг, Ленинградская обл.) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 3. С. 37—44.

Потемкин А. Д., Коткова В. М. К флоре печеночных мхов Ленинградской области. Новые и малоизвестные для области таксоны. 3 // Новости систематики низших растений. 2006. Т. 40. С. 330—333.

Шляков Р. Н. Систематические заметки по семейству *Lophoziaceae* Cavers // Новости систематики низших растений. 1973. Т. 10. С. 287—302.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР, вып. 5. Печеночники: Лофоколеевые — Риччиевые. Л., 1982. 196 с.

Шляков Р. Н., Константинова Н. А. Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты. 1982. 288 с.

Arnell S. Ullustrated moss flora of Fennoscandia. I. *Hepaticae*. Lund, 1956 P. 1—308.

Damsholt K. Illustrated flora of Nordic liverworts and hornworts. Lund. 2002. 840 p.

Järvinen I. Taxonomy and distribution of the European taxa of the genus *Chiloscyphus* (*Hepaticae*, *Geocalycaceae*) // Ann. Bot. Fennici. 1983. Vol. 20. P. 87—99.

Karttunen K. S. O. Lindbergin «*Musci* Hoglandici» ja Suursaaren sammalkasvitson kasvimaatieteellinen ryhmittely. Helsingin yliopisto, 1986. 110 p. (рукопись хранится в библиотеке Ботанического музея университета г. Хельсинки).

Red Data Book of East Fennoscandia / Eds H. Kotiranta, P. Uotila, S. Sulkava, S.-L. Peltonen. Helsinki, 1998. 351 p.

SUMMARY

Joint study of collection made by L. E. Kurbatova in Hogland Island (Baltic Sea, Gulf of Finland) in 2006 and selected specimens from this island kept in Herbarium of Botanical Museum University of Helsinki (H, H-SOL) resulted in finds of *Frullania fragilifolia*, which is reported for the first time for Russia, and ten species (*Anastrophyllum mixauchii*, *Barbilophozia atlantica*, *Diplophyllum albicans*, *D. taxifolium*, *Gymnomitrion obtusum*, *Lophozia savicziae*, *L. sudetica*, *Porella cordaeana*, *Scapania nemorea*, *Tetralophozia setiformis*) — new for Leningrad Region. Moreover, 13 listed species were included in Red Data Book of Leningrad Region (2000) or/and in Red Data Book of Eastern Fennoscandia (1998). Some species being not redlisted are extremely rare in Leningrad Region. Locations of these species in Hogland Island are often isolated from their range and represent considerable range extension. The list of 24 species is annotated by data on locations and ecology and ranges of the species as well as their reproductive state.

УДК 581.9 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 3

© **Л. Л. Киселева, О. М. Пригоряну**

НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ФЛОРЫ ОРЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

L. L. KISELEVA, O. M. PRIGORYNU.
SPECIES NEW TO THE FLORA OREL REGION

Орловской государственный университет
302026 Орел, ул. Комсомольская, 95
Факс (4862)77-73-18
E-mail: LLKiseleva@yandex.ru
Поступила 23.01.2007

Выявлено 10 новых для Орловской обл. видов сосудистых растений (8 видов природной флоры, в том числе *Dentaria quinquefolia*, *Rosa rubiginosa*, *Viola suavis*, *Sium sisarum*, и 2 вида адвентивных).
Ключевые слова: новые виды сосудистых растений, Орловская обл.

В рамках научной программы «Создание экологической сети Орловской области» коллективом Орловского государственного университета и природоохранного общественного движения «Центр Ковыль» с 2001 по 2006 г. проведено обследование ключевых ботанических территорий, расположенных в 22 (из 24) административных районах Орловской обл. (Киселева, Пригоряну, 2005а). Исследования проводились по единой картографической основе в ГИС MapInfo с использованием приемников глобальной спутниковой навигации (GPS), что позволило полученные данные внести в тематический слой ГИС «Редкие и охраняемые растения Орловской области». В 2005—2006 гг. были выявлены 4 новых вида сосудистых растений, ранее для Орловской обл. не отмечавшихся (Еленевский, Радыгина, 2005). Гербарные образцы этих видов хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и Гербарии им. В. Н. Хитрово Орловского государственного университета (OHHI). Ниже приводим список видов этих растений:

Dentaria quinquefolia Bieb.[1] (*Cruciferae*) — Дмитровский р-н, близ д. Моголь, 52°23′ с. ш., 35°15′ в. д., березово-ясеневый лес и ясенево-дубовый лес на склоне балки западной экспозиции, 30 IV 2006, Л. Киселева, О. Пригоряну. Довольно крупная популяция, насчитывающая свыше 100 цветущих особей. В России *Dentaria quinquefolia* произрастает в широколиственных лесах, главным образом в чер-

[1] Латинские названия видов даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

ноземной полосе европейской части (Иллюстрированный.., 2003). В сопредельных с Орловской обл. вид произрастает в Тульской, Калужской и Курской областях (Маевский, 2006). Местонахождение вида в Орловской обл. располагается в 1.6 км севернее границы с Курской обл.

Rosa rubiginosa L. (*Rosaceae*) — Ливенский р-н, в 0.5 км западнее д. Никитинка, 52°16′ с. ш., 37°59′ в. д., склон балки южной экспозиции, 16 VII 2005, Л. Киселева, Т. Цуцупа. В России *Rosa rubiginosa* встречается в основном в южных черноземных районах (Иллюстрированный.., 2003). В сопредельных с Орловской обл. вид произрастает в Брянской, Курской и Липецкой областях (Маевский, 2006). Местонахождение вида в Орловской обл. находится в юго-восточной ее части, в 1.5 км от границы с Липецкой обл.

Viola suavis Bieb. (*Violaceae*) — Краснозоренский р-н, в 0.2 км восточнее д. Подлесное, 52°39′ с. ш., 37°43′ в. д., дубовая лесополоса, 26 VI 2005, В. Никитин, Л. Киселева. *Viola suavis* характерна для южных черноземных областей Средней России (Иллюстрированный.., 2003). В сопредельных с Орловской обл. вид произрастает в Брянской, Курской и Липецкой областях (Маевский, 2006). Местонахождение вида в Орловской обл. находится в юго-восточной ее части, в 5 км от границы с Липецкой обл.

Sium sisarum L. (*Sium sisaroideum* DC.) (*Umbelliferae*) — Ливенский р-н, в 1 км к юго-востоку от д. Никитинка, 52°16′ с. ш., 38°01′ в. д., левый берег р. Олым, 14 VII 2005, Л. Киселева. *Sium sisarum* характерен для черноземной полосы Средней России (Иллюстрированный.., 2003). В сопредельных с Орловской обл. вид отмечен в Курской и Липецкой областях (Маевский, 2006). Местонахождение вида в Орловской обл. находится в юго-восточной ее части на границе с Липецкой обл., так как правый берег р. Олым в данном месте принадлежит уже Липецкой обл.

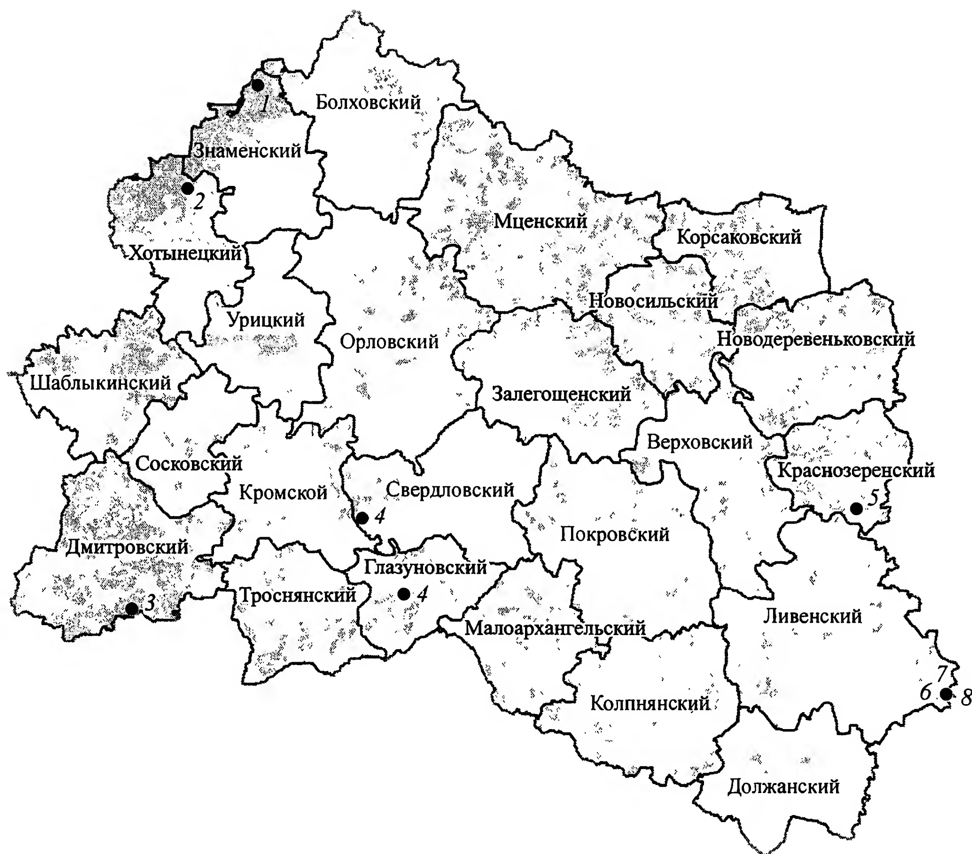
Ранее в 2001—2005 гг. на территории Орловской обл. нами впервые были обнаружены 4 вида природной флоры и 2 адвентивных вида. Гербарные сборы этих видов хранятся в Гербарии им. В. Н. Хитрово Орловского государственного университета (OHHI). Ниже приводим данные об этих находках.

Lycopodiella inundata (L.) Holub (*Lycopodium inundatum* L.) (*Lycopodiaceae*) — Хотынецкий р-н, национальный парк «Орловское Полесье», в 2.5 км юго-западнее пос. Льгов, 53°15′ с. ш., 35°22′ в. д., на старых торфяных разработках, 9 X 2001 (Киселева, Пригоряну, 2002). Во флоре средней полосы европейской части России вид встречается изредка (Маевский, 2006).

Rosa spaethiana Graebn. (*Rosaceae*) — Урицкий р-н, Нарышкинский лес, 52°56′ с. ш., 35°41′ в. д., брошенная деревня, 4 VIII 2004, И. Бузунова, Л. Киселева (Киселева и др., 2006). Адвентивный вид в Орловской обл.

Galega orientalis Lam. (*Fabaceae*) — Орловской р-н, 53°02′ с. ш., 36°02′ в. д., опушка сосновой лесополосы на берегу р. Мезенка, напротив п/л «Мечта», 26 VI 2002 (Киселева, Пригоряну, 2003). Второе местонахождение вида — Сосковский р-н, близ д. Прилепы, 52°48′ с. ш., 35°30′ в. д., склон юго-западной экспозиции к р. Ицка, 15 VI 2005 (Киселева, Пригоряну, 2006). Адвентивный вид, в ряде районов области культивируется.

Circaea alpina L. (*Onagraceae*) — Знаменский р-н, национальный парк «Орловское Полесье», Красниковское лесничество, 50-й кв., 53°29′ с. ш., 35°36′ в. д., черноольховник вдоль лесного ручья, на поваленном дереве, 8 VII 2004 (Киселева,



Местонахождения новых видов природной флоры на территории Орловской обл. (серым цветом показаны леса).

1 — Circaea alpina, 2 — Lycopodiella inundata, 3 — Dentaria quinquefolia, 4 — Pimpinella major, 5 — Viola suavis, 6 — Rosa rubiginosa, 7 — Sonchus palustris, 8 — Sium sisarum.

Пригоряну, 2005). Местонахождение вида располагается в 2.5 км от границы с Калужской обл.

Pimpinella major (L.) Hudson (*Umbelliferae*) — Свердловский р-н, лесное урочище «Задняя Роща», 52°36′ с. ш., 36°02′ в. д., березово-дубовый лес, в 1 км северо-западнее д. Знаменское, 18 VII 2004 (Киселева, Пригоряну, 2005б). Второе местонахождение вида найдено в Глазуновском р-не, близ д. Чермошное, 52°26′ с. ш., 36°11′ в. д., опушка дубравы и сырая лесная дорога, 2 VII 2005, популяция из 11 особей (Киселева и др., 2006). Редкий в Средней России вид, ранее указывавшийся для Брянской и Московской областей (Иллюстрированный.., 2003), позднее также и для Воронежской обл. (Маевский, 2006).

Sonchus palustris L. (*Compositae*) — Ливенский р-н, д. Никитинка, 52°16′ с. ш., 38°0′ в. д., левый берег р. Олым, Л. Киселева, Т. Цуцупа, 12 VII 2005 (Киселева и др., 2006). Местонахождение вида находится на границе с Липецкой обл. В Средней России вид встречается спорадически, в том числе и в Липецкой обл.

Местонахождения 8 видов природной флоры, обнаруженных на территории области с 2001 по 2006 г., представлены на рисунке. Местонахождения 2 видов —

Lycopodiellla inundata и *Circaea alpina* — находятся в северо-западной части области в зоне хвойно-широколиственных лесов (Карта, 1999); местонахождения *Dentaria quinquefolia* и *Pimpinella major* — в южной части Орловской обл. в зоне широколиственных лесов; местонахождения *Rosa rubiginosa*, *Sium sisarum*, *Sonchus palustris*, *Viola suavis* располагаются в юго-восточной части области в лесостепной зоне.

Таким образом, на территории Орловской обл. найдены местонахождения новых видов природной флоры: *Dentaria quinquefolia*, *Rosa rubiginosa*, *Viola suavis*, *Sium sisarum.* Местонахождения 8 ранее не отмечавшихся видов природной флоры, обнаруженных на территории Орловской обл. с 2001 по 2006 г., находятся в пограничных районах и располагаются недалеко от границы с Калужской (*Lycopodiella inundata*, *Circaea alpina*), Курской (*Dentaria quinquefolia*, *Pimpinella major*) и Липецкой (*Rosa rubiginosa*, *Sium sisarum*, *Sonchus palustris*, *Viola suavis*) областями. Территории Орловской обл., пограничные с соседними областями, в силу слабо развитой или отсутствующей дорожной сети, меньшей заселенности являются интересными с точки зрения сохранения флористического разнообразия. В дальнейшем следует провести детальное обследование этих территорий, особенно граничащих с Тульской и Брянской областями.

Благодарности

Исследования 2006 г. поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований (проект 05-07-96400-р_цчр_в.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Еленевский А. Г., Радыгина В. И. Определитель сосудистых растений Орловской области. М., 2005. 214 с.

Иллюстрированный определитель растений Средней России: [В 3 т.] / И. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. Т. 2: Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). М., 2003. 665 с.

Карта «Зоны и типы поясности России и сопредельных территорий» / Отв. ред. Г. Н. Огуреева. М. 1:8 000 000. М., 1999. 2 л.

Киселева Л. Л., Пригоряну О. М. Методика выделения ядер экологической сети Орловской области по ботанико-географическому признаку // Флора и растительность Центрального Черноземья (материалы научной конференции). Курск, 2002. С. 56—60.

Киселева Л. Л., Пригоряну О. М. О находках новых и редких видов сосудистых растений в Орловской области // Флора и растительность Центрального Черноземья-2003 (матер. научн. конф.). Курск, 2003. С. 11—13.

Киселева Л. Л., Пригоряну О. М. Выделение ключевых ботанических территорий экологической сети Орловской области с использованием ГИС // Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы. Тез. докл. Междунар. конференции (Санкт-Петербург, 23—28 мая 2005 г.). М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2005а. С. 40.

Киселева Л. Л., Пригоряну О. М. Новые и редкие виды флоры Орловской области // Флора и растительность Центрального Черноземья-2005. Курск, 2005б. С. 39—41.

Киселева Л. Л., Цуцупа Т. А., Сенников А. Н. и др. О находках новых и редких видов сосудистых растений в Орловской области // Флористические исследования в Средней России: Матер. VI Науч. совещ. по флоре Средней России (Тверь, 15—16 апреля 2006 г.). М., 2006. С. 84—87.

Киселева Л. Л., Пригоряну О. М. Новые местонахождения редких и охраняемых растений в южных районах Орловской области // Флора и растительность Центрального Черноземья-2006. Курск, 2006. С. 21—22.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М., 2006. 600 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

In 2001—2006, within the scientific program «Creation of the ecological network of the Orel Region», the survey of key botanical areas was made in 22 districts. 10 species of vascular plants (8 native and 2 alien ones) new to the Orel Region have been found. The native species are found in the districts near the border with the Kaluga, Kursk and Lipetsk Regions. 4 native are cited here for the first time: *Dentaria quinquefolia*, *Viola suavis*, *Rosa rubiginosa*, *Sium sisarum.*

УДК 581.9(571.6) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 3

© В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман, Я. В. Болотова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

V. M. STARCHENKO, G. F. DARMAN, Ya. V. BOLOTOVA.
FLORISTIC RECORDS IN THE AMUR REGION

Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН
675000 Амурская обл., Благовещенск, Игнатьевское шоссе, 2-й км
Факс (4262) 52-32-53
E-mail: garden@ascnet.ru
Поступила 03.04.2007

Приведены новые данные о распространении 22 таксонов сосудистых растений. Впервые для Амурской обл. в целом отмечены 2 вида, 1 вид — для Даурского флористического района, 8 видов — для Нижне-Зейского флористического района, 3 вида — для Верхне-Зейского района, 1 вид — для Амгунского флористического района.
Ключевые слова: сосудистые растения, дополнения к флоре, Амурская обл., Даурский флористический район, Нижне-Зейский флористический район, Амгунский флористический район.

Приведенные находки растений были сделаны на территории Амурской обл. При подготовке статьи использованы материалы регионального Гербария (VLA). Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995). Виды приведены по семействам, расположенным в основном по системе Энглера, внутри семейств — по алфавиту. Флористические районы российского Дальнего Востока (РДВ) даны по С. С. Харкевичу (Сосудистые.., 1985). Звездочкой отмечены виды, занесенные в красные книги различного ранга. Гербарные образцы растений хранятся в Амурском филиале Ботанического сада-института ДВО РАН, дубликаты переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Botryichium boreale Milde. — Амурская обл., Бурейский р-н, окр. пос. Талакан, сыроватый луг, 23 VI 2006, Я. В. Болотова. — Циркумбореальный вид с дизъюнктивным ареалом, изредка встречающийся на севере РДВ (Сосудистые.., 1991). На территории Амурской обл. растение отмечено для Даурского и Верхне-Зейского флористических районов (Флора.., 1987; Сосудистые.., 1991; Кожевников, 1993). Впервые приводится для Нижне-Зейского флористического района.

Potamogeton distinctus A. Benn. — Амурская обл., Зейский р-н, автодорога Тыгда—Зея, старичное озеро в районе поворота на д. Амуро-Балтийск, в воде, 29 VII 2006, В. М. Старченко. — Восточноазиатский вид, крайне редко встречающийся на территории Амурской обл. в Нижне-Зейском флористическом районе (Сосудистые.., 1987; Кудрин, 1998). Новое место сбора растения находится на значительном удалении от известных местонахождений, по-видимому, на северо-западной границе вида.

P. lucens L. — Амурская обл., Ивановский р-н, 3-е озеро из цепи старичных озер справа от ж.-д. ст. Березовский-Восточный—Призейская, в воде. 02 IX 2006, Г. Ф. Дарман. — Голарктический вид, для которого приводится только одно место сбора в РДВ на территории Амурской обл. (Сосудистые.., 1987). Приводимое местонахождение также находится в пределах Зейско-Буреинской равнины, в 150 км северо-западнее ранее известного (VLA).

Caulinia flexilis Willd. — Амурская обл., Ивановский р-н, 3-е озеро из цепи старичных озер справа от ж.-д. ст. Березовский-Восточный—Призейская, в воде. 02 IX 2006, Г. Ф. Дарман. — Циркумбореальный вид, указываемый для отдельных пунктов Амгунского (Хабаровский край) и Верхне-Зейского (Амурская обл.) флористических районов РДВ (Сосудистые.., 1987). Впервые приводится для Нижне-Зейского флористического района. Следует отметить, что местонахождение вида, приводимое для Верхне-Зейского района (Сосудистые.., 1987 : 344), в настоящее время затоплено Зейским водохранилищем. Наша находка подтверждает наличие *Caulinia flexilis* на территории Амурской обл.

Carex bostrychostigma Maxim. — Амурская обл., Бурейский р-н, окр. д. Куликовка, вдоль лесной тропинки к озеру. 26 VI 2006, Г. Ф. Дарман; пойменный лес на левом берегу Буреи, напротив пос. Новобурейский. 27 VI 2006, Г. Ф. Дарман. — Восточноазиатский вид, указываемый для Уссурийского флористического района: Приморский край (Сосудистые.., 1988), позднее — для Нижне-Зейского флористического района: Еврейская автономная область (ЕАО) (Рубцова, 2002). Нами впервые приводится для Амурской обл. Растение собрано на правом и левом берегах р. Буреи на расстоянии 12—18 км между двумя точками сбора. Указанные места сбора находятся ~ 150—200 км западнее пункта сбора вида в ЕАО (Рубцова, 2002 : 53), т. е. на северо-западной границе вида. Необходимо отметить, что правобережный участок в районе Куликовки попадает под затопление Нижне-Бурейским водохранилищем, которое возникает в результате запланированного строительства Нижне-Бурейской ГЭС.

C. capricornis Meinsh. ex Maxim. — Амурская обл., Сковородинский р-н, берег старичного озера вдоль автодороги Албазино—Воскресеновка. 31 VII 2006, В. М. Старченко. — Восточноазиатский вид, указываемый для Нижне-Зейского и Уссурийского флористических районов (Сосудистые.., 1988; Старченко, 2001). Впервые приводится для Даурского флористического района. Растение найдено в долине Амура, по-видимому на северо-западной границе ареала. Ранее А. Е. Кожевников отметил самые западные местонахождения вида в окр. Благовещенска, где они также приурочены к долине Амура (Сосудистые.., 1988).

**Mardannia keisak* (Hassk.) Hand.-Mazz. — Амурская обл., Селемджинский р-н, Норский государственный природный заповедник, оз. Березовое, в воде. 21 VII 2006, Я. В. Болотова, И. В. Козырь. — Азиатско-американский вид, ранее приводившийся всего для нескольких пунктов в пределах Амурской обл. (Старченко и др., 1995; Сосудистые.., 1996, Кудрин, 1998). В последнее время отмечено несколько новых мест произрастания вида на территории Амурской обл. (Старченко, Дарман, 2003). Приводимое местонахождение достаточно удалено от ранее известных мест сбора данного растения и, видимо, находится на северо-западном пределе распространения вида.

Salix divaricata Pall. — Амурская обл., Бурейский р-н, окр. пос. Талакан, правый берег р. Бурея, на камнях, 30 V 2006, Г. Ф. Дарман. — Приводится для всех северных районов РДВ, включая Амурскую обл. (Сосудистые.., 1995; Старченко, 2001). Впервые приводится для Нижне-Зейского флористического района. Обнаруженная

нами популяция занимала площадь ~5 кв. м и находилась в хорошем состоянии. Растения имели близкую к стелющейся форму, произрастали на каменистом субстрате и в трещинах больших валунов.

Truellum sagittatum (L.) Soják. — Амурская обл., Зейский р-н, бассейн верхнего течения р. Зея, долина р. Купури, ~ в 3 км ниже устья ручья Кинляндяк, на террасе вблизи русла небольшого ручья на влажной глинистой почве. 16 VII 2006, В. В. Шалыгин. — Азиатско-американский вид, отмеченный на РДВ в Бурейском, Уссурийском, Южно-Сахалинском и Южно-Курильском флористических районах (Сосудистые.., 1989). Был указан также для Амурской обл. (Даурский и Нижне-Зейский флористический районы) (Старченко, Дарман, 2003). Впервые приводится для Верхне-Зейского флористического района.

Pulsatilla ajanensis Regel et Til. — Амурская обл., Бурейский р-н, окр. пос. Талакан, правый берег р. Бурея, на камнях. 30 V 2006, Г. Ф. Дарман. — Горный вид, указанный для многих, преимущественно северных, флористических районов РДВ (Сосудистые.., 1995). Впервые приводится для Нижне-Зейского флористического района. Обнаруженное местонахождение вида находится на значительном удалении от известных ближайших точек сбора (Сосудистые.., 1995). Выявленная популяция насчитывала свыше 20 особей, произраставших в трещинах больших валунов и находившихся в стадии плодоношения.

Draba hirta L. — Амурская обл., Зейский р-н, бассейн р. Мая, р. Сологу-Чайдах, крутой скалистый склон южной экспозиции на высоте ~800—850 м над ур. м., в трещинах скал на мелкоземе. 03 IX 2006, В. В. Шалыгин. — Циркумполярный вид, отмеченный во многих северных районах РДВ (Сосудистые.., 1988). Впервые приводится для Амгунского флористического района. Собранные материалы подтверждают наличие вида на территории Амурской обл., ранее ориентировочно указывавшегося для этого региона (Старченко, 2001).

**Saxifraga korshinskii* Kom. — Амурская обл., Бурейский р-н, ~ в 15 км ниже пос. Талакан (район Сухих проток), на левом берегу Буреи, сырые замшелые скалы северной экспозиции под пологом леса. 24 VI 2006, Г. Ф. Дарман; левый берег Буреи, ~ в 100 м ниже устья Верхней Желунды. 24 VI 2006, Г. Ф. Дарман; левый берег Буреи, ~ в 200—300 м выше устья Малой Желунды. 24 VI 2006, Г. Ф. Дарман; левый берег Буреи, напротив пос. Новобурейский (район ЛЭП). 27 VI 2006, В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман. — Узколокальный эндемик юга РДВ, известный в бассейне Тумнина в Хабаровском крае и бассейне Буреи в пределах Хабаровского края и Амурской обл., занесенный в Красную книгу РСФСР (1988) и региональные Красные книги (Старченко и др., 1995; Красная.., 1999). Растение отличается своеобразной экологией, малой численностью популяций и слабой конкурентоспособностью. В связи с созданием Бурейского гидроузла и образованием Бурейского водохранилища были утрачены все популяции в бассейне Буреи выше Талакана (VLA, LE, MHA), что показали полевые работы, проведенные в верхнем бьефе (Бурейская.., 2005; Старченко и др.., 2005). В ходе полевых работ 2006 г. были выявлены новые популяции на левом берегу Буреи, единственные известные для долины Буреи в настоящее время. К сожалению, эти популяции в результате намеченного строительства Нижнебурейского гидроузла и Нижнебурейского водохранилища также могут быть затоплены и утрачены. В связи с этим желательно изменение статуса вида *Saxifraga korshinskii* на 2 (V) в издании Красная книга России.

Vicia hirsuta (L.) S. F. Gray. — Амурская обл., Тамбовский р-н, заброшенное поле справа от автодороги Райчихинск—Тамбовка, в направлении Лиманного меж-

ду поворотами на Зеньковку и Новоалександровку. 27 VI 2006, В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман; Зейский р-н, окр. Амуро-Балтийска, зарастающее поле. 29 VII 2006, В. М. Старченко. — Заносное растение, отмеченное на территории РДВ, главным образом в Уссурийском флористическом районе (Сосудистые.., 1989). Для Амурской обл. приведена одна точка в Нижне-Зейском флористическом районе (Сосудистые.., 1989 : 305) и позднее вторая — на юго-востоке области (Флора.., 2006 : 170). Наши сборы дополняют данные о распространении вида в Нижне-Зейском флористическом районе.

**Diarthron linifolium* Turc. — Амурская обл., Благовещенский р-н, окр. с. Верхнеблаговещенское, на сухих склонах. 10 VII 2005, Е. Ю. Пикунов; окр. с. Михайловки, долина Амура, на сухих каменистых склонах. 21 IX 2006, В. М. Старченко. — Редкий вид, ранее собранный в Амурской обл. только в одном пункте (Старченко и др., 1995), но поиски последних лет не выявили наличия этого растения в данном месте. Новые находки подтверждают наличие вида в Амурской обл. Отметим, что в последние годы вид был найден на территории Хабаровского края (Шлотгауэр и др., 2001) и ЕАО (Рубцова и др., 2003), причем все находки приурочены к долине Амура.

Epilobium maximowiczii Hausskn. — Амурская обл., Зейский р-н, верховья ручья Горациевского (левый приток р. Джалта), в 7 км юго-западнее пос. Кировский, зарастающие отвалы золотодобычи, на сыром илистом песке у воды. 07 IX 2003, В. В. Шалыгин; там же, кордон «Мотовая» (Зейский природный государственный заповедник), долина р. Гилюй, склон северной экспозиции, на влажном щебнистом суглинке. 15 VIII 2004, В. В. Шалыгин; там же, автодорога Тыгда—Зея поворот на Амуро-Балтийск, на берегу старичного водоема. 29 VII 2006, В. М. Старченко. — Вид впервые был указан для Амурской обл. и Нижне-Зейского флористического районе в 2005 г. (Старченко, Дарман, 2005). Впервые приводится для Верхне-Зейского флористического района. Новые данные свидетельствуют о широком распространении вида в области и значительно изменяют представление о северной и западной границах ареала вида в пределах Амурской области и РДВ в целом.

**Trapa japonica* Fler. — Амурская обл., Бурейский р-н, справа от автодороги Райчихинск—Тамбовка, водохранилище на р. Никольская, в воде. 27 VI 2006, Я. В. Болотова, В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман; Тамбовский р-н, Муравьевский областной зоологический заказник, оз. Первые Мешки, в воде. 07 VII 2006, Я. В. Болотова, М. Г. Иванчикова; Архаринский р-н, Хинганский государственный природный заповедник, оз. Долгое (Антоновское лесничество), в воде. 14 VIII 2006, Я. В. Болотова, И. В. Козырь; Ивановский р-н, 1-е озеро из цепи старичных Камышовых озер справа от ж.-д. Березовский-Восточный—Призейская, в воде. 02 IX 2006, Я. В. Болотова, Г. Ф. Дарман, И. В. Козырь; Тамбовский р-н, Муравьевский природный парк, оз. Песчаное, в воде. 20 IX 2006, Я. В. Болотова, И. В. Козырь. — Восточноазиатский вид, впервые собранный на территории Амурской обл. в окр. Благовещенска (Старченко и др., 2007). Новые находки говорят о широком распространении вида на территории Нижне-Зейского флористического района.

Stachys annua (L.) — Амурская обл., окр. г. Благовещенска (при выезде из города в направлении с. Верхнеблаговещенское), под мостом через ручей на каменистом склоне. 03 IX 2006, Е. Ю. Пикунов. — Заносное растение, указанное для Уссурийского флористического района (Сосудистые.., 1995). Впервые приводится для Амурской обл. и Нижне-Зейского флористического района.

**Astrocodon expansus* (J. Rudolph) Fed. — Амурская обл., Зейский р-н, верхнее течение р. Зеи, метеостанция «Локшак», вдоль тропы к реке Зея. Склон северной экспозиции крутизной ~ 30°, лиственничник багульниковый. 17 VII 2006, В. В. Шалыгин; бассейн верхнего течения р. Зеи, левобережье ручья Сугджар-1 (правый берег р. Сугджар). К северо-востоку от пос. Бомнак по дороге ~ 15 км. Склон северо-восточной экспозиции крутизной 15°, лиственнично-сосновый лес с примесью березы плосколистной. 31 VII 2006, он же. — Охотский эндемик, впервые собранный в Амурской обл. в окр. пос. Береговой (Старченко, 1995). Теперь растение известно еще на двух участках, расположенных восточнее первого места сбора. Популяция в районе метеостанции «Локшак» насчитывала несколько десятков растений, в окр. пос. Бомнак обнаружено только 4 растения (устное сообщение В. В. Шалыгина). Обе популяции находились в хорошем состоянии в фазе цветения. Вид занесен в Красные книги Хабаровского края (Красная.., 1999) и Амурской обл. (Старченко и др., 1995).

Brachyactis ciliata (Ledeb.) Ledeb. — Амурская обл., Бурейский р-н, автодорога Новобурейский—Гомелевка, берег водохранилища на р. Тюкан. 26 VIII 2006, В. М. Старченко. — Вид ориентировочно указан для Амурской обл. (Старченко, 2001) и Нижне-Зейского флористического района (Сосудистые.., 1992), но на карте распространения для данного района отсутствует. Наша находка подтверждает наличие вида в Амурской обл. и Нижне-Зейском флористическом районе.

Crepis gmelinii (L.) Tausch. — Амурская обл., Зейский р-н, бассейн р. Унья, устье ручья Аркановский (правый приток р. Сирик-Макит), на галечных косах в зарослях чозении. 15 IX 2005, В. В. Шалыгин. — Вид отмечен для Охотского, Алданского, Бурейского и Нижне-Зейского флористических районов, где встречается преимущественно в составе арктомонтанного флористического комплекса. Впервые приводится для Верхне-Зейского флористического района.

**Echinops dissectus* Kitag. — Амурская обл., Магдагачинский р-н, пойма Амура, окр. с. Кузнецово, надпойменная терраса. 03 VIII 2006, В. М. Старченко. — Восточноазиатский вид, изредка встречающийся в Уссурийском и Даурском флористических районах (Сосудистые.., 1992; Старченко и др., 1995). Впервые приводится для территории Нижне-Зейского флористического района.

Tragopogon orientalis L. — Амурская обл., окр. г. Благовещенска, район мясокомбината, вблизи железной дороги. 29 VIII 2006, Е. Ю. Пикунов. — Заносное растение, указываемое для Даурского и Уссурийского флористических районов (Сосудистые.., 1992; Старченко, 2001), позднее отмеченное для Буреинского флористического района (Рубцова, 2002; Шлотгауэр и др., 2001). Впервые приводится для территории Нижне-Зейского флористического района.

Благодарности

Авторы благодарны В. В. Шалыгину и Е. Ю. Пикунову за предоставленные материалы. Полевые исследования проведены в рамках программы ДВО РАН «Комплексные экспедиционные исследования природной среды бассейна р. Амур» и в ходе работ по договору «Научный социально-экологический мониторинг зоны влияния Бурейского гидроузла».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бурейская ГЭС: зона высокого напряжения / Под ред. С. А. Подольского. М., 2005. 79 с.

Кожевников А. Е. Флористические особенности западной части Амурской области // Комаровские чтения. Вып. 38. Владивосток, 1993. С. 37—91.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Красная книга Хабаровского края. Хабаровск, 1999. С. 15—245.

Кудрин С. Г. Сосудистые растения // Флора и растительность Хинганского заповедника (Амурская область). Владивосток, 1998. С. 88—153.

Рубцова Т. А. Флора Малого Хингана. Владивосток, 2002. 194 с.

Рубцова Т. А., Антонова Л. А., Старченко В. М. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Еврейской автономной области // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 123—127.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л. (СПб.), 1985. Т. 1. 398 с.; 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1989. Т. 4. 380 с.; 1991. Т. 5. 390 с.; 1992. Т. 6. 427 с.; 1995. Т. 7. 393 с.; 1996. Т. 8. 383 с.

Старченко В. М. Флористические находки в бассейне реки Амур // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 103—110.

Старченко В. М. Конспект флоры Амурской области // Комаровские чтения. Владивосток, 2001. Вып. 48. С. 5—54.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф. Флористические находки в бассейне реки Амур // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 9. С. 144—150.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф. Флористические находки в Амурской области // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 3. С. 445—449.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Крещенок И. А. Флористические находки в Амурской области // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 2. С. 312—322.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Борисова И. Г. Состояние краснокнижных видов растений в зоне влияния Бурейского гидроузла // Научные основы экологического мониторинга водохранилищ: матер. Всерос. науч.-практ. конф. Хабаровск, 28 февр.—3 марта 2005 г. Хабаровск, 2005. С. 156—158. (Дружининские чтения. Вып. 2).

Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Шаповал И. И. Редкие и исчезающие растения Амурской области. Благовещенск, 1995. 460 с.

Флора и фауна заповедников СССР. Мохообразные и сосудистые растения Зейского заповедника // Операт.-информ. материал / ВИНИТИ ГКНТи АН СССР. М., 1987. 70 с.

Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1—8 (1985—1996) / Отв. ред. А. Е. Кожевников и Н. С. Пробатова. Владивосток, 2006. 456 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шлотгауэр С. Д., Крюкова М. В., Антонова Л. А. Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток; Хабаровск, 2001. 195 с.

SUMMARY

New data on 22 taxa of higher vascular plants of the Amur Region are given. 2 species were found in the Amur Region for the first time; 1 species in Dahurian floristic region, 8 species in Nizhne-Zeyskiy (Lower Zeya) floristic region, 3 species in Verkhne-Zeyskiy (Upper Zeya) floristic region, 1 species in Amgunskiy (Amgun) floristic region for the first time.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© Л. П. Перестенко, Л. Н. Волошко

ВИНОГРАДОВА КИРА ЛЕОНИДОВНА (к 70-летию со дня рождения)

L. P. PERESTENKO, L. N. VOLOSHKO. KIRA LEONIDOVNA VINOGRADOVA (ON THE 70-YEARS ANNIVERSARY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 08.10.2007

Исполнилось 70 лет Кире Леонидовне Виноградовой — доктору биологических наук, профессору, главному научному сотруднику, заведующей Лабораторией альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

К. Л. Виноградова родилась 1 августа 1937 г. в г. Ленинграде в потомственной интеллигентной семье. Ее отец, Иванов Леонид Владимирович, работал инженером, мама, Кира Илиодоровна Рутковская, по состоянию здоровья не работала и была домохозяйкой. Обстановка доброты, любви, взаимного уважения и порядочности, царившая в семье, повлияла на формирование ее личности и способствовала свободному выбору жизненного пути. Мир ее детства и отрочества связан с паутиной улиц и переулков центра старого Петербурга в районе Казанской и Гороховой. Начальная школа, в которую она ходила, находилась рядом с Юсуповским дворцом. Жили они, как все ленинградцы в то время, в большой коммунальной квартире. Родители К. Л. были дворянского происхождения, мама училась в Ксениевском женском институте. Семья была музыкальной. Отец играл на фортепьяно и сочинял музыку. Он постоянно посещал филармонию и был довольно близко знаком с дирижером Е. А. Мравинским. Сестра отца, Екатерина Владимировна Иванова, училась в балетной школе вместе с Г. С. Улановой, теплые отношения с которой их связывали всю жизнь. В круг общения семьи входили музыканты и артисты балета, такие как Исаак Дунаевский, Аскольд Макаров, писатель Михаил Зощенко.

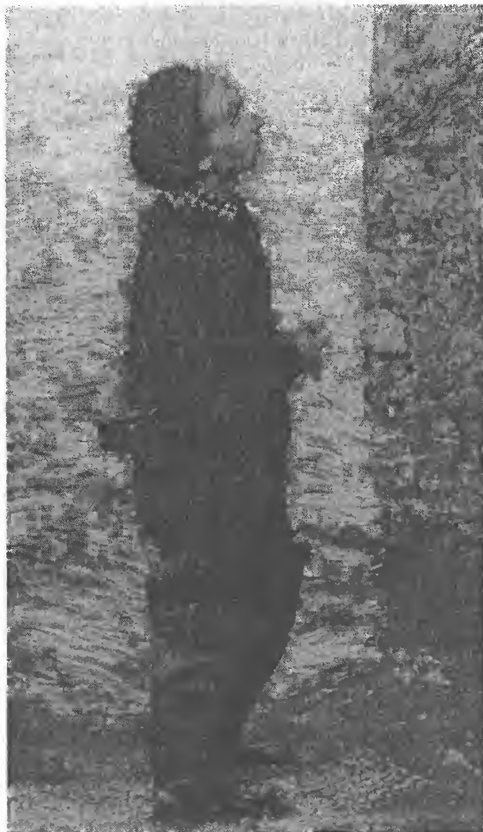
В Лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова, 1964 г.

Война застала К. Л. с мамой и старшим братом в Подмосковье на даче у родственников, откуда они в летней одежде были эвакуированы в Куйбышевскую область в деревню. А отец с сестрой и матерью перенесли все тяготы блокады, заслужив медали «За оборону Ленинграда». Вся семья собралась в Ленинграде только в 1945 г. После войны в разоренном городе не хватало самых элементарных вещей, в школе писали на обрывках бумаги. Но училась К. Л. блестяще и в 1954 г. с золотой медалью окончила школу — все высшие учебные заведения были открыты для нее вне конкурса. И хотя К. Л. любила театр и музыку, искусство не стало ее профессией. Она поступила на биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета (ЛГУ). Победили интерес к биологии и любовь к морю. После некоторых колебаний для специализации К. Л. выбрала кафедру гидробиологии. Начало ее научной деятельности проходило под руководством проф. Е. Ф. Гурьяновой. В свою первую экспедицию К. Л. отправилась летом 1957 г. на Дальний Восток с группой студентов под руководством будущего академика О. Г. Кусакина. Именно тогда сформировался ее интерес к изучению морских водорослей. Сразу после экспедиции студенткой 4-го курса она пришла в Ботанический институт к А. Д. Зиновой, которая учила К. Л. вести научную работу, привила ей любовь к объекту исследования, добросовестное и честное отношение к делу, была руководителем курсовой, а затем и дипломной работы.

В следующем, 1958 г., во время летней практики в Мурманском морском биологическом институте АН СССР на Баренцевом море (Дальние Зеленцы) К. Л. начала собирать материал для дипломной работы. Директором института в тот период был известный ученый М. М. Камшилов, который добрыми советами старался помочь молодому специалисту и позднее пытался привлечь к работе в институте. Тема дипломной работы была посвящена составу и распределению бентосных водорослей на литорали Мурманского побережья.

С 1959 г., после защиты дипломной работы и окончания ЛГУ, вся трудовая деятельность К. Л. связана с Лабораторией альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. Здесь она быстро стала высококвалифицированным систематиком и флористом. В то время в Лаборатории альгологии работали такие известные ученые, как М. М. Голлербах, А. И. Прошкина-Лавренко, А. Д. Зинова, Е. К. Косинская. Руководил Отделом споровых растений проф. В. П. Савич. На поступившее К. Л. предложение поступить в аспирантуру ЛГУ на кафедру гидробиологии она ответила отказом, не захотев изменить объект исследования и покинуть Ботанический институт.

По приглашению М. М. Камшилова в 1960 г. К. Л. работала в экспедиции на Баренцевом море по изучению запасов водорослей вместе с молодым океаноло-



На литорали Берингова моря, 1968 г.

гом Владимиром Николаевичем Виноградовым, за которого в этом же году и вышла замуж. В 1961 г. у них родилась дочь Екатерина, а в 1972 г. Мария. Дети тоже стали квалифицированными специалистами. Старшая дочь — искусствовед в Русском музее, младшая — врач-хирург. В жизни К. Л. было много семейных забот: старело старшее поколение, росли дети, появились внуки. Но она всегда умела достойно справляться с трудностями, которые никогда не уводили ее от активной научной деятельности. В Ботаническом институте она прошла путь от лаборанта до главного научного сотрудника, с 1987 г. заведует Лабораторией альгологии. С конца 1989 по 1996 г., сохраняя руководство лабораторией, работала в должности заместителя директора БИН по научной работе. Во многом благодаря ее умению вникать в специфику исследований каждого из сотрудников научный потенциал Лаборатории альгологии в трудное для отечественной науки время был и остается высоким.

В 1969 г. К. Л. Виноградова защитила кандидатскую диссертацию «Ульвовые водоросли (порядок *Ulvales*, *Chlorophyta*) морей СССР (монографический обзор)», а в 1983 г. — докторскую диссертацию «Зеленые водоросли (*Chlorophyta*) Мирового океана: состав, классификация, распространение». В 1992 г. ей присвоено звание профессора.

Кира Леонидовна — крупный, широко эрудированный специалист высокой квалификации, редкий по многообразию интересов систематик, флорист, эколог, признанный в стране и за рубежом специалист по морским водорослям. К. Л. много и эффективно работает, принимала активное участие в уникальных экспедициях в различные регионы Мирового океана: работала на Балтийском, Баренцевом (1958, 1960—1961, 1963 и 1967 гг.), Белом (1967 г.), Черном (1963, 1964 гг.), Беринговом (1968, 1970) гг.) и Японском (1957, 1966 гг.) морях, на Кубе (1974 г.), в Польше (1987, 1993 гг.), на островах Индийского океана и Южно-Китайского моря (1983—1984 гг.).

В Лаборатории альгологии, будучи лаборантом, Кира Леонидовна выбрала самую трудную для монографической исследовательской работы группу — морские зеленые водоросли, систематика и филогения которых в современной альгологии наиболее неустойчивы и особенно были расшатаны в последние несколько десятилетий с приходом в науку ультраструктурного и молекулярного методов исследования. Проведенное К. Л. монографическое исследование выделяется среди работ подобного рода, так как она проводит многофакторный анализ группы, что требует

Сан-Франциско, 1993 г.
В центре — проф. P. Silva, справа — К. Л. Виноградова.

большого творческого напряжения, эрудиции, аналитической силы ума и развитой способности к обобщению — всего того, что мы называем талантом. Профессиональный систематик, К. Л. изучает виды, их изменчивость, включает в анализ группы помимо морфологических и анатомических ультраструктурные и палеонтологические данные, рассматривает индивидуальное развитие, жизненные циклы, экологию и распространение видов *Chlorophyta* в Мировом океане по своим и литературным данным.

Всестороннее изучение группы дает К. Л. право кардинально изменить существующие представления о ее происхождении и эволюции. Она критически пересматривает систему *Chlorophyta*; успешно применив основные принципы филогенетики, разрабатывает филогению группы. Сопоставление распространения представителей *Chlorophyta* в Мировом океане с их систематическим и филогенетическим положением открыло перед исследователем большие перспективы в выявлении особенностей формирования и закономерностей распространения флоры, в определении места и времени ее происхождения. На основании полученных данных впервые в практике морских фитогеографических исследований К. Л. дает оригинальное районирование океана по флоре бентосных водорослей.

В альгологии до исследований К. Л. морские зеленые водоросли было принято считать единой группой, имеющей общее происхождение от монадных форм. Водоросли сифонового комплекса выводились из улотриксовых и хлорококковых. В противоположность этой традиционной точке зрения К. Л. показала, что флора *Chlorophyta* Мирового океана гетерогенна, так как ее составляют две большие группы, различающиеся по месту и времени происхождения: древняя группа истинно морских водорослей сифонового комплекса и группа более позднего происхождения, сформировавшаяся в результате вселения в морскую среду пресноводных водорослей улотриксового комплекса. Данные о распространении прими-

тивных представителей сифоновых, подкрепленные палеонтологическими данными, позволили К. Л. говорить о происхождении первичной морской флоры зеленых водорослей в мезозойском океане Тетис и о существовании древнего палеозойско-мезозойского тропического центра ее возникновения и дальнейшей эволюции. К. Л. делает вывод, что современная флора сифоновых водорослей имеет два центра развития: индозападнотихоокеанский и западноатлантический; при этом флора западной части Тихого океана и прилежащих районов Индийского сохранила наиболее древний облик. Принципиально иной характер носит морская флора водорослей улотриксового комплекса, которая сформировалась позднее в умеренных водах. В целом географический анализ морских *Chlorophyta* и выделение флористических областей в Мировом океане являются ценным вкладом в изучение общих закономерностей пространственной дифференциации флор и фаун.

Установление факта генетической, временнóй и пространственной разобщенности морских зеленых водорослей не только объяснило многие особенности представителей *Chlorophyta*, но и явилось первым значительным вкладом в решение проблемы взаимосвязей обитателей континентальных водоемов и океана, в проблему вселения морских организмов в пресные воды и пресноводных организмов в океан. Были показаны также эволюционные результаты этих двусторонних проникновений.

Глубокое понимание К. Л. природы явлений и широту проблематики ее научной деятельности можно показать на нескольких примерах. Использование метода морфогенетических рядов достаточно широко распространено в филогенетических построениях в альгологии, при этом они зачастую подчинены исключительно логике и основаны на выведении всего разнообразия морфологического строения из одного исходного типа путем последовательной смены одного типа строения другим. К. Л. показала на конкретных примерах, что существует «вероятность независимого возникновения разнообразия однозначных структур и таксонов, т. е. когда вначале возникает множество, члены которого в ходе эволюции, оказываясь адаптированными более или менее, получают неодинаковое развитие».

Интересна авторская концепция происхождения многоклеточности, подтверждающая лишний раз представление о том, что сходные признаки и структуры возникали не один раз и независимо друг от друга. В древней группе сифоновых водорослей у *Siphonocladales* многоклеточные структуры образуются из неклеточной. В процессе эволюции эти водоросли приобретают способность к сегрегативному делению, когда многоядерное слоевище делится без участия ядер на неравные участки. При таком типе деления наиболее примитивным будет образование бесформенных слоевищ типа *Dictyosphaeria* и *Valonia*, а наиболее специализированной структурой — однорядная нить *Chaetomorpha*. Другой путь образования многоклеточности — путь эволюции коккоидной клетки, осевшей на грунт и приобретшей полярность и способность к цитокинезу. В этом случае однорядная нить является первичной многоклеточной структурой. Третья возможность — это образование бесформенных скоплений клеток, наблюдаемое, например, у *Chlorosarcinales*. Действительно, такие возможности возникновения многоклеточных форм выглядят вполне естественно, так как автор этой концепции исходит непосредственно из строения организмов.

В комплексе анализируемых признаков К. Л. должное внимание уделяет цитологическим и биохимическим признакам. Стихийно и необоснованно в альгологии сформировалось представление о том, что эти признаки более постоянны, чем морфологические, и поэтому единственно они могут дать нам верное представление об эволюции и родственных связях групп. Проанализировав цитологические при-

знаки в общем комплексе признаков, К. Л. показала, что они так же изменчивы, как и любые другие признаки; и чтобы оценить их таксономическое значение, необходимо изучать их изменчивость, как и любых других признаков.

Особое внимание К. Л. уделяет проблеме эволюции циклов развития *Chlorophyta*. В альгологии существовало представление о первичности изоморфного цикла у водорослей. Изучая циклы развития, она приходит к заключению, что в разных таксономических группах первичным в эволюционном ряду может быть как изоморфный, так и гетероморфный цикл.

Только по этим исследованиям можно утверждать, что исследования К. Л. являются, несомненно, большим научным вкладом в таксономию и филогенетику низших растений и имеют большое методологическое значение для дальнейших исследований в этой области.

Интересен ее методологический подход к изучению такого общебиологического явления, как жизненные формы у водорослей. Выделяя и систематизируя жизненные формы у многоклеточных морских водорослей, авторы систем жизненных форм создавали их на основе морфологических различий, рассматривая типы строения как проявление адаптации к определенным экологическим факторам, а также на основе различий в продолжительности жизни и способе выживания в неблагоприятных условиях. Авторы исходили из того, что обитание в сходных условиях дает сходную морфологию. Однако, утверждает К. Л., существуют общебиологические закономерности морфогенеза, согласно которым морфологические типы возникают независимо от условий внешней среды. Они «находят или не находят место в природе, т. е. оказываются в разной мере адаптированными к условиям абиотической и биотической среды, и тогда некоторые из них получают преимущественное развитие». Иными словами, морфологическое разнообразие приспосабливается к среде, но не формируется ею. С этих позиций К. Л. предлагает упорядочить морфологическое разнообразие на основе функциональной интерпретации морфологии, разделив водоросли на несколько физиономических типов, каждый из которых объединяет виды с определенной площадью поверхности слоевища и продукционными особенностями, хотя и разной морфологии.

Велик ее вклад в таксономию не только зеленых, но и бурых, и красных водорослей. Она пересматривает статус и объем порядка *Ulvales*, обосновывает выделение в пределах отдела *Chlorophyta* 2 классов, описывает новое семейство, виды и внутривидовые таксоны, подвергает ревизии многочисленные роды, делает видовые и внутривидовые комбинации. Определяя таксономический объем и изменчивость видов во флоре Северного Ледовитого океана, она использует материал из Атлантического и Тихого океанов, существенно дополняет характеристики и уточняет систематическое положение видов.

Обратившись к флористическим региональным исследованиям, К. Л. выбирает наименее исследованный и труднодоступный регион — северные моря России. Она изучает видовой состав водорослей о-ва Шпицберген, архипелага Земля Франца Иосифа, Мурманского побережья Баренцева моря, Белого моря, Новосибирского мелководья (море Лаптевых), Чаунской губы (Восточно-Сибирское море), участвует в создании Атласа морской флоры южного Шпицбергена, изучает распространение водорослей-макрофитов в арктических морях России. Ее интерес не ограничивается этим регионом. Участник экспедиций в дальневосточные моря, К. Л. изучает флору Берингова моря, Камчатки, Сахалина, залива Петра Великого в Японском море, Балтийского и Черного морей. Исследовательская тщательность и профессионализм дают обычный для нее результат: она уточняет и расширяет ареалы и дополняет флору новыми видами. Достаточно сказать, что в каждой из ее фло-

ристических работ есть дополнения; и как правило, это виды, трудные для изучения, и виды неясного таксономического положения. Так, в аннотированном флористическом списке видов по Чукотскому морю из 65 видов 31 вид — новые для моря. Многие из них — микроскопические эпифиты и эндофиты, найденные только благодаря упорному многочасовому и многодневному просмотру проб под микроскопом. Как и всегда, каждый вид, каждый род исследуемой флоры она изучает как монограф.

Пристальное внимание К. Л. уделяет изучению географических особенностей бентосной флоры северных морей России. Сделанные ею выводы закономерно и убедительно вытекают из таксономического и биогеографического анализов флоры и анализа родственных связей видов. Особенно интересно заключение о том, что центр распространения многих бореально-арктических (как циркумполярных, так и амфибореальных) видов, которые составляют основной географический элемент ледовитоморской флоры, связан именно с Северным Ледовитым океаном, откуда эти виды мигрировали к югу, а не наоборот. Отсюда следует вывод о том, что, несмотря на широкую связь Атлантического и Северного Ледовитого океанов, влияние атлантической флоры на ледовитоморскую не столь велико и сказывается оно в основном в прилежащих высокобореальных морях. Недавние, сделанные К. Л. находки атлантических видов на Мурманском побережье Баренцева моря и в Белом море свидетельствуют о современных процессах расширения ареалов и о тенденциях в развитии флор, связанных с потеплением климата.

Результатом этих исследований стали многочисленные публикации, в числе которых монографии «Ульвовые водоросли морей СССР», «Определитель зеленых водорослей дальневосточных морей СССР», «Определитель пресноводных водорослей СССР», вып. 13 (раздел по красным и бурым водорослям), «К истории формирования морской флоры *Chlorophyta*» (34-е Комаровские чтения), «Атлас морской флоры южного Шпицбергена» (раздел по бентосным водорослям). Ей принадлежат крупные разделы по красным и зеленым водорослям в издании «Жизнь растений». Готовится к публикации новая монография по флоре зеленых и красных водорослей северных морей России. По результатам проведенных таксономических ревизий проведено научное определение и инсерация в основной фонд Гербария многих тысяч образцов водорослей.

В течение многих лет К. Л. является исполнителем и руководителем проектов в рамках федеральных и академических научных программ, которые выполняются в Лаборатории альгологии. Бесценный опыт альголога она постоянно передает подрастающему поколению ученых. Под ее официальным руководством защищено 5 кандидатских диссертацй и при научном консультировании 1 докторская. В течение всей своей профессиональной деятельности руководила множеством курсовых и дипломных работ и магистерских диссертаций на биологическом и географическом факультетах СПбГУ. Постоянно консультирует и редактирует множество работ. Читала курс по морской альгологии в университете. Рецензировала университетские программы по подготовке магистров на кафедре ботаники. Благодаря ее широкой эрудиции в области альгологии и гидробиологии она часто выступает оппонентом при защите докторских и кандидатских диссертаций.

К. Л. Виноградова удачно сочетает научную работу с организационной деятельностью в институте. В должности лаборанта она была назначена ученым секретарем Отдела споровых растений, была ученым секретарем специализированного совета по защите кандидатских диссертаций, а затем и его председателем; входила в состав различных комиссий и научных советов. Неизменно принимает активное участие в делах Русского ботанического общества — возглавляет Альго-

логическую секцию, входит в состав совета РБО, многие годы является заместителем главного редактора «Ботанического журнала».

Много времени она посвящает редакторской работе. Является ответственным редактором 6 монографий, постоянно редактирует и рецензирует альгологические статьи для ряда журналов, крупные сводки, диссертации. Включена в состав рецензентов и авторов статей по водорослям для Большой Российской энциклопедии, входит в состав редколлегии международного журнала «Альгология».

Под ее руководством расширяются связи с научными учреждениями в нашей стране и за рубежом. Имеет большой опыт организации научных совещаний и симпозиумов, в том числе международных. В Ботаническом институте К. Л. Виноградова традиционно организует научные конференции и симпозиумы по актуальным проблемам альгологии, на которые съезжаются специалисты со всех уголков России. К. Л. Виноградова избрана членом Международного Фикологического общества, Фикологического общества США, Национального Географического общества (США), работает в составе Номенклатурного комитета по водорослям Международной ассоциации по таксономии растений.

Исключительная работоспособность, дисциплинированность, аккуратность в работе, выдержанность, ровность в общении, отзывчивость и доброжелательность делают ее любимым и незаменимым членом научного коллектива Лаборатории альгологии и всего Ботанического института РАН.

Мы от души желаем здоровья и сил Кире Леонидовне и надеемся на ее новые успехи в изучении морских водорослей и воспитании молодых научных кадров.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ К. Л. ВИНОГРАДОВОЙ

1961. Новые для Мурмана виды водорослей // Бот. матер. Отд. споровых раст. Т. 14. С. 91—93.

Материалы по видовому составу водорослей в обрастании судов на Азовском и Черном морях // Тр. Инст. океанологии. Т. 49. С. 137—146 (как Иванова К. Л.).

1963. К распространению *Fucus spiralis* L. на литорали Мурмана // Бот. матер. Отд. споровых раст. Т. 16. С. 67—68.

1964. Запасы литоральных водорослей Мурмана // Тр. Мурманск. морск. биол. инст. Вып. 5(9). С. 37—40.

Новые для Мурмана виды водорослей. II // Новости систематики низших растений Т. 1. С. 114—119.

Обзор работ по морским зеленым водорослям за 1962—1963 гг. // Бот. журн. Т. 49. № 11. С. 1668—1673.

Список водорослей, собранных на литорали Айновских островов (Мурман) // Новости систематики низших растений. С. 120—125.

1965. Растительность морей и океанов // Растительность мира. Путеводитель по Музею Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. М.; Л. С. 138—141.

1966. Представители рода *Enteromorpha* из Новосибирской бухты и окрестностей // Новости систематики низших растений. С. 68—82.

1967. К систематике мурманских представителей рода *Monostroma* (*Ulvales*) // Новости систематики низших растений. С. 121—138.

Род *Ulvaria* (*Ulvales*) в морях Советского Союза // Там же. С. 110—121.

1968. К систематическому положению *Enteromorpha groenlandica* (J. Ag.) Setch. et Gardn. // Новости систематики низших растений. С. 39—42.

1969. К систематике порядка *Ulvales* (*Chlorophyta*) // Бот. журн. Т. 54. № 9. С. 1347—1356.

Ульвовые водоросли (пор. *Ulvales*, *Chlorophyta*) морей СССР (монографический обзор) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 21 с.

1970. Рецензия на книгу Tilden J.E. The algae and their life relations. New York, 1968. 550 с. // Бот. журн. Т. 55. № 9. С. 1362—1363.

1972. К пониманию вида *Monostroma balticum* (Aresch.) Wittr. // Новости систематики низших растений. Т. 9. С. 47—58.

О систематическом положении и филогенезе порядка *Siphonocladales* (*Chlorophyta*) // Бот. журн. Т. 57. № 10. С. 1232—1239.

1973. Видовой состав водорослей на литорали и сублиторали северо-западной части Берингова моря // Новости систематики низших растений. Т. 10. С. 32—44.

К анатомии рода *Petalonia* Derb. et Sol. (*Scytosiphonales*) // Там же. С. 28—31.

О новых видах *Rhodomela* Ag. и *Polycerea* Ag. и из Берингова моря // Там же. С. 22—28.

О построении естественной системы водорослей (на примере *Chlorophyta*) // Тез. докл. V Делег. съезда ВБО, Киев. С. 304—305.

1974. О закономерностях географического распространения бентосных морских зеленых водорослей в связи с их филогенезом // Тез. докл. Всесоюзн. совещ. по морской альгологии. М. С. 25—28.

О родстве порядков *Schizogoniales* и *Cylindrocapsales* (*Chlorophyta*) // Бот. журн. Т. 59. № 5. С. 650—654.

Ульвовые водоросли (*Chlorophyta*) морей СССР. Л. 165 с.

1975. Видовой состав водорослей литорали острова Куба // Новости систематики низших растений. Т. 12. С. 94—101.

Life histories of the *Chlorophyta* and their evolution // Abstr. XII Intern. Bot. Congr. L. Vol. 1. P. 46.

1976. Об эволюции циклов развития зеленых водорослей (*Chlorophyta*) // Матер. V Московск. совещ. по филогении растений. М. С. 26—28.

[Рец.]: «Advances of phycology in Japan». Ed. J. Tokida, H. Hirose. Jena. 355 p. // Бот. журн. Т. 61. № 7. С. 1028—1030.

Циклы развития *Chlorophyta* и некоторые вопросы их эволюции // Бот. журн. Т. 61. № 8. С. 1041—1048.

1977. Дополнения к флоре водорослей Кубы // Новости систематики низших растений. Т. 14. С. 8—9. (Совместно с Э. Соса).

Класс сифоновые (*Siphonophyceae*) // Жизнь растений. М. Т. 3. С. 297—307.

Класс улотриксовые (*Ulotrichophyceae*) // Там же. С. 192—250.

Отдел Красные водоросли (*Rhodophyta*) // Там же. С. 281—296.

1978. Водоросли юго-западного побережья Берингова моря // Новости систематики низших растений. Т. 15. С. 3—11.

Место и значение фитогеографических исследований в современной флористике и систематике водорослей // Тез. докл. VI Делег. съезда ВБО. Л. С. 317—318.

Основные закономерности распределения водорослей на литорали западного побережья Берингова моря // Сб.: Закономерности распределения и экологии прибрежных биоценозов. Л. С. 72—75, 201—204. (Совместно с Л. П. Перестенко).

Список водорослей литорали восточной Камчатки и западного побережья Берингова моря // Сб.: Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М. С. 150—155. (Совместно с Н. Г. Клочковой и Л. П. Перестенко).

1979. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. Л. 148 с.

1980. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 13. Зеленые, красные и бурые водоросли. Л. 248 с. (Совместно с М. М. Голлербахом, Л. М. Зауером, Н. В. Сдобниковой).

1981. Филогенетическая оценка морфогенеза у водорослей в связи с построением их системы // Матер. VI Московск. совещ. по филогении растений. М. С. 13—14.

1982. Современные классификации зеленых водорослей (*Chlorophyta*) и опыт построения их филогенетичекой системы // Бот. журн. Т. 67. № 12. С. 1600—1608.

1983. Зеленые водоросли (*Chlorophyta*) Мирового океана: состав, классификация, распространение // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л. 35 с.

К флоре морских *Chlorophyta* Антарктиды // Новости систематики низших растений. Т. 20. С. 10—18.

1984. К истории формирования морской флоры *Chlorophyta* // 34-е Комаровские чтения. Л. 65 с.

1986. Видовой состав морских водорослей архипелага Земля Франца-Иосифа // Новости систематики низших растений. Т. 23. С. 27—37.

К таксономии *Chaetomorpha cannabina* (Aresch.) Kjellman // Там же. С. 25—27.

Роды *Chaetomorpha* Kütz. и *Rhizoclonium* Kütz. (*Siphonocladales*) в северных морях СССР // Там же. С. 13—25.

Флора морских водорослей архипелага Земля Франца-Иосифа // Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря, тез. докл. Мурманск. С. 20—21.

1987. Количественное распределение макробентоса на литорали островов Южного Вьетнама // Биология моря. № 3. С. 59—65. (Совместно с В. В. Гульбиным и Нген Ван Чунгом).

Некоторые особенности флоры бентосных водорослей архипелага Земля Франца-Иосифа // Бот. журн. Т. 72. № 9. С. 1203—1206.

1988. Род *Cladophora* Kütz. в северных морях СССР // Новости систематики низших растений. Т. 25. С. 31—38.

1989. О систематическом положении *Petrocelis hennedyi* и *P. polygyna* (*Rhodophyta*, *Cruoriaceae*) // Бот. журн. Т. 74. № 5. С. 744—754. (Совместно с Т. А. Яковлевой).

О фитогеографическом положении Восточно-Сибирского моря // Тез. докл. IV Всес. конф. «География Мирового океана на службе рационального использования морских ресурсов». Л. С. 10—11.

Эпифитизм водорослей: уточнение терминологии // Бот. журн. Т. 74. № 9. С. 1291—1293.

1990. Зиновские чтения в Ботаническом институте АН СССР (Ленинград) // Бот. журн. Т. 75. № 1. С. 132—133.

Морские водоросли Новосибирского мелководья (море Лаптевых) // Исследования фауны морей. Т. 37 (45). Экосистемы Новосибирского мелководья и фауна моря Лаптевых и сопредельных вод Арктического океана. Л. С. 80—88.

Проблема жизненных форм у морских бентосных водорослей // Бот. журн. Т. 75. № 4. С. 454—462.

Фитоценоз Halosaccion arcticum — *Sphacelaria arctica* на побережье острова Хейса, Земля Франца-Иосифа // Биология моря. № 3. С. 3—8. (Совместно с В. Г. Аверинцевым).

1991. Рецензия на книгу K. Luning. Seaweeds. Their environment, biogeography and ecophysiology. New York etc.: A Wiley-Interscience Publication. 527 p. (К. Лунинг. Макрофиты морей. Среда обитания, биогеография и экофизиология. 1990) // Бот. журн. Т. 76. № 10. С. 1456—1458. (Совместно с Л. М. Хайловым).

Specifcity of the Baltic macrophytobenthos // Oceanologia. Vol. 28. P. 115—117.

1992. Видовой состав водорослей Чаунской губы (Восточно-Сибирское море) // Новости систематики низших растений. Т. 28. С. 8—16.

1993. Algae // Environment and ecosystems of Franz Josef Land (Archipelago and shelf). Apatity. P. 109—116. (Совместно с Е. В. Шошиной).

Flora and biogeography of the Arctic ocean // Abstr. XV Intern. Bot. Congr. Yokohama, 1993. P. 260.

1994. Альгология на XV Международном Ботаническом конгрессе // Альгология. Т. 4. № 2. С. 106—108.

Морские водоросли Чаунской губы // Сб.: Экосистемы, флора и фауна Чаунской губы Восточно-Сибирского моря. СПб. С. 128—144.

Седова Татьяна Владимировна (к 60-летию со дня рождения) // Альгология. Т. 4. № 4. С. 88.

1995. Новый подвид *Mazzaella cornucopiae* subsp. *angusta* (*Gigartinaceae*, *Rhodophyta*) из Берингова и Чукотского морей // Бот. журн. Т. 80. № 12. С. 108—113.

The checklist of the marine algae from Spitsbergen // Бот. журн. Т. 80. № 6. 50 — 61.

Saundersella simplex (*Chordariales*, *Phaeophyta*) in the Arctic Ocean // Бот. журн. Т. 80. № 4. С. 65—67.

Seaweeds // Atlas of the marine flora of Southern Spitsbergen. Gdansk. P. 297—516.

1996. О таксономическом положении *Neodilsea integra* (*Dumontiaceae*, *Rhodophyta*) // Бот. журн. Т. 81. № 1. С. 103—110.

1997. Анна Дмитриевна Александрова (Зинова) (к 95-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 82. № 12. С. 117—124. (Совместно с О. В. Яковлевой).

Бурые водоросли (*Phaeophyta*) Чукотского моря // Там же. № 7. С. 41—51.

Зеленые водоросли (*Chlorophyta*) бентоса Чукотского моря // Там же. № 3. С. 37—46.

Красные водоросли (*Rhodophyta*) Чукотского моря // Там же. № 4. С. 30—39.

I Всерос. альголог. конф. «Современное состояние альгологических исследований в России» // Там же. № 9. С. 150—153.

1998. Биогеографическая характеристика донной флоры западной части Чукотского моря // Бот. журн. Т. 83. № 5. С. 12—19.

Владимир Николаевич Макаров (1945—1997) // Там же. № 4. С. 152. (Совместно с Е. В. Шошиной и Г. М. Воскобойниковым).

Отчет редакционной коллегии «Ботанического журнала» за 1993—1997 гг. // Там же. № 11. С. 143—145.

Jodine-129 and plutonium isotopes in Arctic kelp as historical indicators of transport of nuclear fuel-reprocessing wastes from mid-to-high latitudes in the Atlantic Ocean // Marine Biology. 1998. Vol. 131. P. 391—399. (Совместно с L. Cooper, T. M. Beasley, X.-T. Zhao, C. Soto, K. H. Dunton).

1999. Биогеографическая характеристика донной флоры западной части Чукотского моря // Бот. журн. Т. 84. № 5. С. 12—19.

Остров Вайгач. Природное и культурное наследие. (Пояснительный текст к карте, раздел по водорослям). М.

Распространение водорослей-макрофитов в арктических морях России // Новости систематики низших растений. Т. 33. С. 14—24.

2000. Альгологические исследования в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. Тр. Междунар. конф. СПб. 24—28 апреля 2000 г. С. 32—38.

Альгология на XVI Международном ботаническом конгрессе // Бот. журн. Т. 85. № 3. С. 148—152.

Памяти Ираиды Викторовны Макаровой (1929—2000) // Бот. журн. Т. 85, № 11. С. 146—156. (Совместно с Р. М. Гогоревым).

Molecular and topological structures of Cotton, Algal, Bacterial and Animal celluloses // Тез. II Всерос. Каргинского симпозиума. (With Y. A. Olkhov, A. K. Khripunov, Yu. G. Baklagina, V. M. Denisov, S. V. Valueva, A. A. Tkachenco, V. N. Romanov, A. Y. Popov).

2002. *Phycodrys rubens* (*Delesseriaceae*, *Rhodophyta*): таксономия, родственные связи, распространение // Бот. журн. Т. 87. № 4. С. 139—148.

2005. Виды *Ceramium* (*Ceramiaceae*, *Rhodophyta*) в северных морях России // Бот. журн. Т. 90. № 6. С. 884—890.

Дополнения к флоре северных морей России // Там же. № 10. С. 1593—1599. (Совместно с В. А. Штрик).

Род *Rhodomela* (*Rhodomelaceae*, *Rhodophyta*) во флоре северных морей России // Там же. № 7. С. 1046—1057.

2007. Род *Porphyra* (*Bangiales*, *Rhodophyta*) в северных морях России // Бот. журн. Т. 92. № 4. С. 552—543.

РАБОТЫ, ВЫШЕДШИЕ ПОД РЕДАКЦИЕЙ К. Л. ВИНОГРАДОВОЙ

1994. Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб.: Изд-во «Ольга». 331 с.

1996. Седова Т. В. Кариология водорослей. СПб.: Наука. 368 с.

1998. Андреева В. М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (*Chlorophyta*: *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*). СПб.: Наука. 351 с.

1998. Рундина Л. А. Зигнемовые водоросли России (*Chlorophyta*: *Zygnematophyceae*, *Zygnematales*). СПб.: Наука. 349 с.

2006. Белякова Р. Н., Волошко Л. Н., Гаврилова О. В., Макарова И. В., Околодков Ю. Б., Рундина Л. А. Водоросли, вызывающие цветение водоемов Северо-Запада России. М.: ТНИ. КМК. 367 с.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© Д. В. Гельтман

ПАМЯТИ НИКОЛАЯ НИКОЛАЕВИЧА ПОРТЕНИЕРА (1958—2007)

D. V. GELTMAN. NIKOLAY NIKOLAEVICH PORTENIER (1958—2007): IN MEMORIAM

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: geltman@binran.ru
Поступила 14.11.2007

Был в горах, с вершины видал
Мир, припавший к дальним отрогам...

Важа Пшавела,
перевод Арсения Тарковского

Жизнь приучает нас к неизбежности потерь родных и друзей, коллег и знакомых. Но бывают такие потери, с которыми эмоционально невозможно смириться, хотя разум подсказывает, что роковое событие, увы, произошло и жизнь человека, который только что был рядом, уже становится историей.

Тяжелой потерей для сотрудников Гербария высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН), многих других коллег и друзей стала трагическая гибель 27 мая 2007 г. во время ботанической экскурсии близ Батуми старшего научного сотрудника БИН, блестящего исследователя флоры Кавказа Николая Николаевича Портениера.

Николай Николаевич Портениер родился 6 апреля 1958 г. в г. Смоленске. Предки Н. Н. происходили из Швейцарии. Его прадед Эмиль Портениер в 1885 г. приехал к своему дяде в Калужскую губернию, а затем обосновался на Смоленщине в деревне Бакланово, где занимался сыроварением. Это ремесло перенял дед Н. Н., которого до сих пор помнят местные жители. Родители Н. Н. были учителями. Его отец потерял зрение в 13 лет, но, преодолев свой недуг, получил высшее образование и окончил аспирантуру, преподавал историю, стал отличником народного просвещения. Мать преподавала физику и математику в старших классах.

Детство Н. Н. прошло в Духовщинском р-не Смоленской обл., среди прекрасной и тогда еще почти нетронутой природы Валдайской возвышенности. Одним из детских впечатлений, о котором он любил вспоминать, была прогулка по пойменному лугу с аистом, совершенно не боявшимся присутствия человека. Интерес к ботанике, к природе был определен не только яркими впечатлениями детства, но и книгами Н. М. Верзилина, с которыми Н. Н. очень рано познакомился и любил перечитывать впоследствии.

После окончания средней школы Н. Н. поступал в Смоленский педагогический институт, но попытка оказалась неудачной. В 1976—1978 гг. он служил в пограничных войсках, после учебного подразделения был оставлен в школе сержантов.

В горах Кабардино-Балкарии.

Служба, конечно, была нелегкой, но у Н. Н. остались хорошие воспоминания о командире части, стремившемся «все делать по Уставу» и не допускавшем серьезных правонарушений и злоупотреблений.

К моменту демобилизации Н. Н. его семья переехала в Удмуртию в г. Глазов. Н. Н. стал слушателем подготовительного отделения, а с 1979 г. — студентом биологического факультета Пермского государственного университета, который славился своей ботанической школой и знаменитыми выпускниками. Учился он с огромным желанием и старанием, в качестве своей специализации рано выбрал кафедру ботаники, которую возглавляла проф. В. А. Верещагина, а его непосредственным руководителем был С. А. Овеснов, тогда кандидат биологических наук. Во время летних каникул он с удовольствием принимал участие в экспедициях кафедры по Среднему и Южному Уралу, собрал большой гербарий, качество которого было значительно лучше обычных студенческих сборов. На старших курсах он уже вел летнюю практику у студентов младших курсов, участвовал и в общественной деятельности — был командиром дружины по охране природы.

На четвертом курсе Н. Н. женился на своей однокурснице Елене Борисовне Лязгиной, с которой они создали очень крепкую, дружную семью. Над дипломными работами молодые супруги работали вместе: Н. Н. изучал флору Троицкого учебно-опытного лесхоза (Челябинская обл.), его жена занималась изучением растительности этого же лесхоза. Именно тогда наряду с навыками флористических исследований Н. Н. приобрел и определенный опыт работы геоботаника.

В 1984 г. Н. Н. с отличием окончил университет и больше года работал директором Ботанического сада Пермского университета. Но его влекла работа в природе, непосредственно с растениями. Он разослал письма в несколько заповедников страны и в конечном счете остановился на Кабардино-Балкарском высокогорном государственном заповеднике (КБВГЗ), где в конце 1985 г. стал работать младшим научным сотрудником, а в 1989 г. был переведен на должность старшего научного сотрудника.

У дома в Безенги, 1988 г.

Слева направо: ?водитель экспедиции, Н. Н. Портениер, В. Я. Николаев, Т. Н. Попова, Ю. Л. Меницкий.

Н. Н. ранее не бывал на Кавказе. Природа этой горной страны, столь непохожая на природу Средней России, и ее люди сразу увлекли его и определили научные (и не только) интересы. Н. Н. серьезно интересовался историей и этнографией Кавказа, познакомился со многими путевыми очерками исследователей XVIII—XIX вв., изучил историю Кавказской войны XIX в. Кавказ был тем местом, где он чувствовал себя свободно и легко.

В период работы в КБВГЗ семья Н. Н. жила в лесничестве в балкарском с. Безенги, расположенном на высоте 1450 м над ур. м. Это было очень удобно для проведения научных исследований, но создавало определенные сложности для жизни. В селе существовали неписаные традиции, не всегда понятные для приезжих. Однако природный такт и чуткость, свойственные Н. Н. и его жене, уважительное отношение к местным обычаям, проявлявшееся даже в одежде Елены Борисовны, помогли им обрести поддержку местных жителей и установить искренние и добрые отношения с ними. В это время в семье Портениеров уже росли два сына, и поддержка соседей очень помогала. В доме Портениеров останавливались приезжающие в Безенги исследователи. Среди них были многие сотрудники Гербария БИН, других ботанических учреждений и даже зарубежные гости, например нынешний директор Института ботаники Академии наук Чешской Республики Ян Киршнер.

В научном отделе КБВГЗ подобрался хороший коллектив молодых биологов. Руководитель отдела К. Р. Айунц сразу настроил своих коллег на достаточно быструю подготовку кандидатских диссертаций. Н. Н. через С. А. Овеснова обратился в БИН к Р. В. Камелину, который предложил Н. Н. работать под руководст-

За рабочим столом в Гербарии БИН.

вом Ю. Л. Меницкого — лучшего на тот момент знатока флоры Кавказа, яркого и неординарного человека, продолжателя традиций БИН в изучении Кавказа. По его совету Н. Н. стал заниматься изучением флоры бассейна р. Черек Безенгийский.

Жизнь в заповеднике позволяла проводить полевые исследования с ранней весны до поздней осени. Н. Н. в полной мере реализовал эту возможность. Рано утром он уходил в маршруты, возвращался поздно и еще долго закладывал в гербарий собранные образцы. Маленькими ежедневными открытиями были находки новых видов: сначала «для себя», затем — для списка флоры ущелья р. Черек Безенгийский и Центрального Кавказа. Надо отметить, что район исследования предоставил Н. Н. уникальную возможность познакомиться со многими особенностями флоры Северного Кавказа в целом, поскольку, во-первых, перепад высот в районе исследований составляет от 700 до 5204 м и, во-вторых, именно здесь все хребты Северного Кавказа максимально сближены и достигают наибольшей высоты. Итогом этой работы стал список флоры, составивший 1457 видов растений.

В 1989 г. Н. Н. поступил в аспирантуру БИН. Сначала он был целевым аспирантом для КБВГЗ, а потом стал «основным» аспирантом института. Научным руководителем теперь уже официально был утвержден доктор биологических наук Ю. Л. Меницкий.

К этому времени у Н. Н. был собран немалый материал, для диссертационной работы достаточно было его осмыслить и проанализировать. Однако он продолжал работать в экспедициях, несмотря на то что условия для работы становились все сложнее. В своих исследованиях Н. Н. использовал, конечно, и богатейшие коллекции кавказского сектора Гербария БИН. Н. Н. быстро и с огромной для себя пользой прошел то, что называется БИНовской школой, воспринял многие идеи своего научного руководителя. Уже позже, в поездках по Кавказу, при обсуждении тех или иных ботанико-географических вопросов Н. Н. неоднократно отмечал, что́ по тому или иному поводу говорил или мог бы сказать Ю. Л. Меницкий.

В 1991 г. Н. Н. в составе группы отечественных ботаников посетил Швейцарию. Эта поездка оставила большие впечатления о природе и флоре Альп, что дало

ему возможность в дальнейшей работе сопоставлять особенности растительности Альп и уже ставшего ему родным Кавказа.

В 1992 г. Н. Н. окончил аспирантуру БИН РАН. Диссертация была представлена в срок и вскоре блестяще защищена. Н. Н. удалось получить комнату в институтской служебной коммунальной квартире, и он смог с семьей остаться в С.-Петербурге, был принят в штат Гербария БИНа на должность научного сотрудника. Ему было поручено заниматься систематикой рода *Carduus* для подготовки «Конспекта флоры Кавказа». Систематика была новым полем научной деятельности для Н. Н. К поставленной задаче он подошел со всей серьезностью и тщательностью и вскоре подготовил обработку рода и несколько заметок по таксономии его критических видов.

Однако Н. Н. все-таки больше влекла флористика. Было решено, что он будет заниматься изучением флоры российского Западного Закавказья — региона, хотя и не обойденного вниманием, но исследованного очень неравномерно. Практически каждый сезон Н. Н. находил ту или иную возможность для полевых работ, которые осуществлялись в тесном контакте с ботаниками Кавказского заповедника, Сочинского природного парка, Сочинского отделения Русского географического общества.

Исследования по флористике и систематике давали Н. Н. все новый материал для ботанико-географических обобщений. Его проект «Географические элементы флоры Кавказа» получил поддержку Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ). В течение 3 лет (1997—1999) Н. Н. проанализировал большое число ареалов кавказских видов, используя многочисленные литературные источники, и, конечно, свой опыт полевого исследователя. Результатом этого проекта стали две очень глубоко обдуманные и хорошо обоснованные статьи. В первой рассматривались методические вопросы выделения географических элементов флоры Кавказа, вторая содержала систему элементов. Обе эти работы были сразу замечены исследователями кавказской флоры и получили высокую оценку.

Несколько позже поддержку РФФИ получила и работа Н. Н. по флоре российского Западного Закавказья. Это позволило интенсифицировать полевые исследования. Был подготовлен конспект флоры с учетом всех имеющихся материалов. В архиве Н. Н. сохранились поражающие своей тщательностью характеристики каждого вида. Казалось бы, работа, достойная стать докторской диссертацией, практически готова. Однако Н. Н. был ею не вполне доволен — постоянно совершенствовал конспект флоры и ее ботанико-географический анализ. Помимо этой работы Н. Н. по просьбе сочинских коллег уделил много внимания подготовке «Красной книги Сочи», был редактором ее ботанического раздела, за что получил благодарность главы города.

В 2002—2004 гг. Н. Н. принимал участие в Международном проекте по комплексному изучению гигантских борщевиков (Giant Hogweed project), ставших в Европе опасными инвазионными видами. Этот проект позволил Н. Н. посетить ряд районов Кавказа (Абхазию, ущелья Большого Зеленчука, Большой и Малой Лабы, плато Лагонаки и др.), где он ранее не бывал, получить новые ботанико-географические впечатления. Пригодились полученные ранее навыки геоботаника, так как пришлось составлять описания растительности. В экспедициях по Кавказу в рамках проекта участвовали зарубежные ученые разных специальностей — ботаники, энтомологи, фитопатологи. Н. Н. очень органично влился в эту интернациональную компанию, создавая атмосферу дружелюбия, доброжелательности и серьезного рабочего настроя.

В 2006 г. Н. Н. был привлечен к работе по Международному проекту, цель которого — оценка всех кавказских эндемиков по степени угрозы исчезновения

На семинаре в Кобулети. Накануне трагического дня.

в соответствии с новыми категориями и критериями Международного союза охраны природы (МСОП). Первый семинар по этому проекту состоялся в Тбилиси и Бакуриани в 2005 г. Н. Н. впервые посетил столицу Грузии, встретился со многими закавказскими ботаниками, которых ранее знал только по публикациям. После экскурсии на Триалетский хребет в окрестностях Бакуриани он удовлетворенно заметил: «Только три незнакомых мне вида!»

Всю зиму 2006/07 г. Н. Н. был занят подготовкой списка кавказских эндемиков, встречающихся на территории России. Он выполнил эту работу с присущими ему ответственностью и тщательностью. Именно его материалы стали основой рабочего списка кавказских эндемиков.

Второй семинар по проекту должен был состояться в С.-Петербурге, но из-за политических коллизий его было решено снова провести в Грузии, на этот раз в Аджарии, в Кобулети. Российские участники добирались в Грузию через Баку, где Н. Н. тепло встретили коллеги. Снова встреча в Тбилиси, переезд в Кобулети, новые интересные впечатления. Казалось бы, все идет по плану: открылся семинар, состоялась экскурсия на знаменитые колхидские болота.

На первую половину дня 27 мая была запланирована экскурсия для ознакомления с фрагментами колхидской растительности к югу от Батуми. Участники семинара шли по старой горной дороге. Н. Н. и группа коллег заинтересовались экземпляром *Cirsium hypoleucum* DC., росшим, как потом оказалось, почти у самого обрыва. После того как были сделаны фотоснимки и все коллеги ушли вперед, Н. Н. остался, чтобы взять это растение в гербарий... Он упал с почти 70-метрового обрыва, край которого был скрыт кустарниками. Спасатели, оперативно прибывшие на место происшествия, подняли Н. Н. без признаков жизни.

Все произошедшее повергло в шок участников семинара. Их чувства хорошо выразил координатор проекта Г. Ш. Нахуцришвили: «В моей жизни не было людей, с которыми я был так кратко знаком, но к которым успел проникнуться столь большой симпатией...». Было решено посвятить итоговую публикацию по проекту памяти Н. Н. Портениера.

Вечером следующего дня над Западной Грузией разразилась гроза с сильнейшим ливнем. Казалось, сама природа Кавказа оплакивала своего исследователя. Так получилось, что тело Н. Н. провезли через весь Кавказ — от Батуми до Баку, с ним простились болота Колхиды, леса Сурамского хребта, ущелья Картли, выжженные уже в мае полупустыни Кобустана... А поминали Н. Н. одновременно в С.-Петербурге и Тбилиси, свои соболезнования выразили многие кавказские ботаники.

Только после ухода таких людей, как Н. Н., начинаешь осознавать масштаб их личности и меру утраты. В работе Н. Н. отличали надежность, добросовестность, невероятная аккуратность и абсолютная честность. Было очевидно, что он физически не выносил даже намека на недобросовестность. Один взгляд на его рабочий стол в Гербарии БИН, где каждой книге, карте, гербарному листу было отведено единственно возможное для успешной работы место, давал представление о его характере. В его столе лежала карточка со словами-девизом: «Без суеты и спешки, тщательно, хорошо, на совесть, качественно, с удовольствием, не отвлекаться на др.». Н. Н. был немногословен, его стиль общения отличался легкой иронией, тонким юмором, иногда и некоторым сарказмом, а его суждения нередко были почти готовыми афоризмами. Он погиб в расцвете творческих сил, подходя к интереснейшим научным обобщениям, и можно только предполагать, какими новыми идеями и научными открытиями он мог бы обогатить нашу науку.

Память о Н. Н. — прекрасном исследователе, честном и верном товарище — надолго сохранится в сердцах тех, кому посчастливилось с ним работать и встречаться.

Благодарности

Автор благодарен Е. В. Мордак и И. В. Соколовой за большую помощь в работе над статьей, Г. А. Маркову — за техническую обработку фотографий.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Н. Н. ПОРТЕНИЕРА

1988. Флористические находки в бассейне р. Черек Безенгийский (Северный Кавказ, КБАССР) // Бот. журн. Т. 73. № 12. С. 1756—1760.

1989. К изучению редких видов растений в Кабардино-Балкарском заповеднике // Актуальные проблемы экологии и охраны окружающей среды КБАССР: Тез. докл. Науч.-практич. конф. «Экология-1». Нальчик. С. 91—92.

1991. Высотная дифференциация флоры бассейна р. Черек Безенгийский (Центральный Кавказ) // Проблемы флористики и систематики растений Кавказа: Тез. докл. Всесоюз. конф. молодых ученых. Сухуми. С. 43.

1992. Таксономический анализ флоры бассейна р. Черек Безенгийский (Центральный Кавказ) // IV Молодежная конф. ботаников Санкт-Петербурга (секция систематики и географии высших растений): Тез. докл. СПб. С. 38.

Флора бассейна реки Черек Безенгийский (Центральный Кавказ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 16 с.

1993. Географический анализ флоры бассейна реки Черек Безенгийский (Центральный Кавказ). I. Природные условия района и общая характеристика его флоры и растительности // Бот. журн. Т. 78. № 10. С. 16—22.

Географический анализ флоры бассейна реки Черек Безенгийский (Центральный Кавказ). II. Географические элементы // Там же. № 11. С. 1—17.

Экологический анализ флоры бассейна реки Черек Безенгийский (Центральный Кавказ) // Актуальні питання ботаніки і екології: Тез. докл. Конф. молодих учених і спеціалістів. Київ. С. 96.

Анализ флоры бассейна реки Черек Безенгийский (Центральный Кавказ) // Тр. IV Молодежн. конф. ботаников Санкт-Петербурга. Рукоп. деп. в ВИНИТИ 10 июня 1993, № 1621—В 93. С. 113—122.

1995. Предварительные итоги изучения видов секции *Homalolepidoti* Koch рода *Carduus* L. (*Asteraceae*) флоры Крыма, Кавказа и Средней Азии // Тр. Пятой Молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге. СПб. С. 30—32.

1997. База данных флоры Кавказа // Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях: Сб. науч. тр. СПб. С. 66—68. (Совместно с Ю. Л. Меницким, В. В. Швановой, Ю. Р. Росковым).

Новый вид рода *Carduus* (*Asteraceae*) с Кавказа и его фитогеографические связи // Бот. журн. Т. 82. № 1. С. 102—106.

Обзор видов рода *Carduus* (*Asteraceae*) флоры Кавказа. 1. Секции *Carduus* и *Carduastrum* // Бот. журн. Т. 82. № 9. С. 100—108.

Обзор видов рода *Carduus* (*Asteraceae*) флоры Кавказа. 2. Секция *Homalolepidoti* и ключ для определения видов // Там же. № 10. С. 143—150.

1998. Состав флоры сосудистых растений Российской Федерации // Изв. АН. Серия биологическая, 1998, № 1. С. 93—97. (Совместно с Д. В. Гельтманом, Н. Н. Антоновой, В. В. Бялтом, А. Е. Грабовской, В. И. Дорофеевым, Л. А. Золкиной, Г. Ю. Конечной, Л. С. Красовской, Л. И. Крупкиной, И. Г. Левичевым, Н. А. Медведевой, И. В. Соколовой).

Флористические находки на Западном Кавказе // Бот. журн. Т. 83. № 5. С. 113—114.

Флористические исследования в российском Западном Закавказье // Гербарный пресс: информационный бюллетень. СПб.: БИН РАН. № 3. С. 11—12.

2000. Методические вопросы выделения географических элементов флоры Кавказа // Бот. журн. Т. 85. № 6. С. 76—84.

Система географических элементов флоры Кавказа // Там же. № 9. С. 26—33.

2001. Методические подходы, используемые при создании системы географических элементов флоры Кавказа // Проблемы биологического разнообразия Северного Кавказа: Тез. докл. региональной научной конф. Нальчик. С. 6—10.

2002. Дополнения к флоре Российского Западного Закавказья // Бот. журн. Т. 87. № 6. С. 123—130. (Совместно с А. С. Солодько).

2003. Дополнения к флоре Западного Закавказья // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 7. С. 127—132.

2004. Rare species and preliminary list of mosses of the Kabardino-Balkaria (Caucasus)// Arctoa. Vol. 13. P. 33—40. (Совместно с Z. Khaziziv, E. Ignatova, S. Shhagapsoev, M. Ignatov).

2006. Дополнения к флоре Западного Закавказья // Бот. журн. Т. 91. № 9. С. 1413—1420. (Совместно с А. С. Солодько).

Флористические находки на Западном Кавказе // Там же. № 10. С. 1587—1590.

Carduus pycnocephalus (*Asteraceae*) — новый вид для флоры России и Кавказа // Там же. № 4. С. 588—592.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© Г. Л. Кудряшова, Т. Н. Попова

А. М. Аскеров. Папоротники Кавказа. Баку: ЭЛМ, 2001. 244 с.

G. L. KUDRJASHOVA, T. N. POPOVA. *A. M. ASKEROV*. CAUCASIAN FERNS. BAKU: ELM, 2001. 244 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 22.02.2007

В конце XX—начале XXI века были опубликованы монографические обзоры, посвященные различным аспектам изучения папоротников России и сопредельных государств (Аскеров, 1983; Шмаков, 1999; Гуреева, 2001), критические конспекты и таксономические обработки папоротников, вышедшие в различных региональных флорах (Долуханов, Микеладзе, 1971; Галушко, 1978; Колаковский, 1980; Gabrieljan, Greuter, 1984; Дмитриева, 1990; Цвелёв, 1991, 2003, 2005; Семагина, 1999; Иванов, 2001; Шмаков, 2005). Среди них книга А. М. Аскерова «Папоротники Кавказа» представляет особый интерес, так как является монографическим исследованием этой группы растений всего Кавказа. Монографическая работа стала итогом многолетнего (более 30 лет) изучения автором папоротников Кавказа на основании собственных сборов и наблюдений видов в природе, изучения гербарного и живого материала в основных ботанических учреждениях бывшего Советского Союза и некоторых зарубежных стран.

Книга объемом 244 страницы состоит из введения и 5 глав, каждая из которых содержит несколько разделов. Названия глав и разделов вполне отражают содержание работы. Представленный материал иллюстрирован рисунками и фотографиями, выполненными самим автором или заимствованными из цитируемых работ.

Введение и 1-я глава посвящены истории изучения и распространению папоротников как одной из древнейших групп растений на Земле и конкретно на Кавказе. Сделан обзор основной флористической и таксономической литературы, на основании которого представлена история исследования папоротников на Кавказе. Что же касается обширной литературы по различным областям изучения папоротников (в библиографическом списке около 360 названий), то обзор ее и сопоставление с собственными данными приводится в главах, посвященных соответствующим исследованиям кавказских папоротников. Во втором разделе 1-й главы говорится о методах работы, маршрутах экспедиций (они представлены на карте). Основным методом исследования был классический морфолого-эколого-географический с фотографированием растений на разных стадиях развития, построением полигональных графиков для сравнения таксонов по количественным признакам. Изучались также анатомия черешков, морфология спор, особенно полиморфных видов, гаметофиты папоротников.

2-я глава — «Морфология папоротников Кавказа» — состоит из 5 разделов. В первом — «Морфология спорофита» — даны подробные характеристики и в необходимых случаях детальные рисунки черешков, вай, жилкования, сорусов и спорангиев, индузиев, чешуй. Отмечено изменение этих признаков в процессе эволюции и проанализировано значение их для таксономии папоротников. Так, например, давая описания жилкования вай, характеризующего различные роды папоротников, автор ссылается на специальные работы, посвященные изучению этого признака в процессе эволюции и представляет результаты своих наблюдений за изменением жилкования в онтогенезе и под воздействием экстремальных условий среды. Установлено, что жилкование у почти всех кавказских папоротников относится к более совершенному, с точки зрения эволюции, сетчатому типу. В свою очередь среди кавказских папоротников с сетчатым жилкованием выделено 6 типов жилкования (приводятся данные по 20 родам). Составлена обобщенная классификация типов жилкования вай для папоротников Кавказа. Также детально даются описания других признаков. В отдельном разделе «Морфология спор» рассмотрены морфологические особенности спор (стр. 16—21) с описаниями и рисунками формы и поверхности спор, которым придается большое значение как для систематики видов, так и для установления филогенетических отношений между таксонами. Учтены литературные данные по развитию спор, особенно периспория, в процессе эволюции. На основании исследований кавказских папоротников, в том числе ископаемых, автор выделил диагностические признаки, характеризующие семейства, роды, виды. Отмечено, что наибольшее значение морфологические признаки спор имеют для видов родов *Dryopteris*, *Polystichum*, *Asplenium*, *Polypodium*. В заключение приводятся сравнительные палиноморфологические данные для 11 видов из перечисленных родов, среди которых несколько эндемиков. В 3-м разделе — «Сравнительно-анатомическое строение черешков» — представлены результаты собственных исследований кавказских папоротников. Автор выявил различия между родами, а иногда и видами папоротников по таким признакам, как форма поперечного среза, количество проводящих пучков и в меньшей степени строение эпидермы. Показана обоснованность выделения по анатомическому строению черешков родов *Hymenocystis* (из рода *Woodsia*), *Thelypteris*, *Oreopteris*, *Phegopteris* (из рода *Dryopteris*), некоторых видов *Asplenium*. Подтверждается самостоятельность родов *Phyllitis*, *Ceterach*, *Cheilanthes*, *Notholaena* и перспективность использования анатомических признаков в систематике папоротников. В четвертом разделе приведены литературные данные цитологических и цитотаксономических исследований, обобщенные в табл. 1. В пятом разделе представлены результаты исследований автора гаметофитов кавказских папоротников, и с учетом данных, полученных другими исследователями, сделаны выводы о значении морфологии гаметофитов для систематики папоротников на уровне семейств. Оценка значения изученных признаков представлена в табл. 2.

На основании детального изучения морфологии папоротников и, что особенно важно, собственных наблюдений в природе А. М. Аскеровым сделан систематический обзор кавказских видов, который составляет содержание 3-й, основной по важности и объему главы (с. 35—164): «Систематика и таксономическая ревизия папоротников».

В конце XX в. система папоротников подвергалась ревизии многими исследователями. Автор книги представил папоротники Кавказа в соответствии с взглядами систематиков — птеридологов, учитывающих мировое разнообразие папоротников. Материал расположен по системе Pichi Sermolli (1977) с некоторыми изменениями на основании изучения кавказских видов. Для Кавказа принимается 75 ви-

дов и 21 гибрид, отнесенных к одному подотделу, 2 классам, 6 подклассам, 10 порядкам, 20 семействам. Для определения семейств, родов и видов даны ключи на основании морфологических признаков, описанных в соответствующей главе. Ключи для определения видов очень подробные, так что фактически представляют морфологическую характеристику видов (например, для видов *Asplenium*).

Систематический обзор видов представлен по принятой в таксономических работах форме: название вида, синонимика, цитация основных литературных источников, географическое распространение. Сначала указывается общее распространение, затем очень детальное на Кавказе, которое иллюстрировано картами с точечными ареалами. Распространение на Кавказе дается по ботанико-географическим районам (всего 21), выделенных самим автором на основании изучения закономерностей распространения папоротников. Эти районы отличаются от флористических районов, принятых для цветковых растений А. А. Гроссгеймом, хотя они были взяты за основу при выделении ботанико-географических районов распространения папоротников. Приводятся хромосомные числа, известные из литературы. Почти ко всем видам написаны обстоятельные примечания автора, дающие о них более полное представление. Итоги критического обзора папоротников Кавказа и их распространения с конкретными указаниями новых видов, гибридов, местонахождений кратко представлены во втором разделе 3-й главы. Для наглядной демонстрации результатов работы автор представляет материал в таблицах.

Последний, третий раздел 3-й главы называется «Редкие папоротники Кавказа и их охрана». Указывается 25 видов папоротников на Кавказе, для каждого из них определена категория редкости и уязвимости, в соответствии с чем даны рекомендации по их охране.

4-я глава посвящена экологической характеристике кавказских папоротников по следующим разделам: «Эколого-ценотические особенности и вертикальное распространение». Помимо характеристики в тексте, данные сведены в таблицы: № 5: «Распределение папоротников Кавказа по высотным поясам и по некоторым формациям древесно-кустарниковой растительности», № 6: «Эколого-ценотическое распределение лесных папоротников Кавказа», № 7: «Эпифитные папоротники Кавказа и виды, на стволах которых они отмечены». Второй раздел этой главы представляет распределение папоротников Кавказа по экогруппам и феноритмотипам.

В последней, 5-й главе «Ботанико-географический анализ птеридофлоры Кавказа» излагаются его результаты по следующим разделам: 1) «Особенности географического распространения». 2) «Хорологический анализ». 3) «Основные этапы становления птеридофлоры». 4) «Генезис и основные пути формирования птеридофлоры». Обобщенные данные представлены на схемах и в таблицах.

Завершают монографию заключение и выводы. Библиографический список (более 360 названий) представляет главным образом специальную литературу по папоротникам, а также по различным областям ботаники, геологии, географии. Краткое резюме дано на азербайджанском и английском языках. В алфавитном указателе приведены все латинские названия таксонов.

К сожалению, в тексте много ошибок и опечаток , что снижает впечатление от очень полной и хорошо выполненной монографии. Нельзя не отметить, что рецензируемая книга практически недоступна российским ботаникам, так как издана очень малым тиражом. В Ботанический институт (С.-Петербург) она поступила только в 2005 г., поэтому не могла быть использована в полной мере при подготовке «Конспекта флоры Кавказа» (Кудряшова, 2003). В таксономических обработках этого издания учтена лишь более ранняя публикация А. М. Аскерова (1983). Имеются расхождения в понимании ранга некоторых таксонов (Кудряшова, 2000).

В книге даны новые таксоны и комбинации: *Polypodium subintegrum* (Fomin) A. Asker., *P. issaevii* (A. Asker. et A. Bobr.) A. Asker., *Dryopteris pseudorigida* (Christ) A. Asker., *Pteridium tauricum* V. Krecz. ex A. Asker., а также латинские диагнозы, приводятся многочисленные подвиды, разновидности, гибриды.

В заключение следует еще раз подчеркнуть важность выхода в свет монографии по этой группе сосудистых растений, обитающих на Кавказе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аскеров А. М. Система папоротников Кавказа // Зам. сист. геогр. раст. Тбилиси, 1983. Вып. 39. С. 3—8.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов н/Д, 1978. Т. 1. 318 с.

Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Томск, 2001.158 с.

Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии. 2-е изд. Тбилиси, 1990. Т. 1. 328 с.

Долуханов А. Г., Микеладзе И. А. Pteropsida // Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1971. Т. 1. С. 28—115.

Иванов А. Л. Конспект флоры Ставрополья. 2-е изд., испр. и доп. Ставрополь, 2001. 200 с.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. 2-е изд. Тбилиси, 1980. Т. 1. 211 с.

Кудряшова Г. Л. Конспект видов папоротников *(Polypodiophyta)* Кавказа // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 144—164.

Кудряшова Г. Л. Polypodiophyta // Конспект флоры Кавказа / Отв. ред. А. Л. Тахтаджян. СПб., 2003. Т. 1. С. 152—173.

Семагина Р. Н. Сосудистые растения Кавказского заповедника // Флора и фауна заповедников. М., 1999. Вып. 76. 106 с.

Цвелёв Н. Н. Папоротниковидные — *Polypodiophyta* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. СПб., 1991. Т. 5. С. 9—94.

Цвелёв Н. Н. О роде *Dryopteris* Adans. (*Dryopteridaceae*) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. СПб., 2003. Т. 35. С. 7—20.

Цвелёв Н. Н. Краткий конспект сосудистых споровых растений Восточной Европы // Новости систематики высших растений. СПб., 2005. Т. 37. С. 7—46.

Шмаков А. И. Определитель папоротников России. Барнаул, 1999. 108 с.

Шмаков А. И. Polypodiophyta — Папоротниковидные // Флора Алтая / Отв. ред. Р. В. Камелин. Барнаул, 2005. С. 158—255.

Gabrieljan E. C., Greuter W. A revised catalogue of the *Pteridophyta* of the Armenian SSR // Willdenowia. 1984. N 14. P. 145—158.

Pichi Sermolli R. E. G. Tentamen pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi //Webbia. 1977. Vol. 31. P. 313—512.

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 58 : 061.22(571.16)

© И. И. Гуреева

К 90-летию ТОМСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

I. I. GUREYEVA. ON THE 90-years ANNIVERSARY OF THE TOMSK BRANCH OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

Томский государственный университет
634062 Томск, пр. Ленина, 36
E-mail: herb@bio.tsu.ru
Поступила 27.09.2007

2007 год знаменателен для Томского отделения Русского ботанического общества (ТО РБО). В этом году исполнилось 110 лет со дня рождения Л. П. Сергиевской и 90 лет со дня рождения А. В. Положий — выдающихся ботаников, с именами которых связана история Гербария Томского университета (ТГУ); 90 лет прошло с момента организации Томского отделения Русского ботанического общества (1917), 80 лет назад (1927) был опубликован первый том фундаментальной «Флоры Западной Сибири» П. Н. Крылова, остающейся и по сей день лучшей региональной флорой, и основано периодическое издание Томского отделения Русского ботанического общества «Систематические заметки по материалам Гербария Томского университета».

Русское ботаническое общество было учреждено в Петрограде при Академии наук в декабре 1915 г. на съезде представителей русских ботанических учреждений (от Томска на съезде присутствовал заведующий кафедрой ботаники Императорского Томского университета В. В. Сапожников). В марте 1916 г. был утвержден устав общества, а уже в декабре того же года на первом годичном собрании общества в Москве постановили организовать ряд отделений, в том числе Томское отделение Русского ботанического общества (ТО РБО).

Томское отделение сформировалось путем преобразования ботанического кружка, возникшего в Гербарии по инициативе П. Н. Крылова в 1913 г. В нем участвовали профессор П. Н. Крылов и В. В. Сапожников, известный путешественник Г. Н. Потанин и студенты, обучавшиеся на медицинском факультете Императорского Томского университета, Сибирских Высших женских курсах и в Технологическом институте. П. Н. Крылов называл это объединение кружком «маленьких ботаников», другое его название — кружок «Ботанические чаи». За почти 5-летний период деятельности кружка в нем состояло 24 члена, наиболее активными среди которых были П. Н. Крылов, В. В. Сапожников, Г. Н. Потанин, Б. К. Шишкин, В. С. Титов, К. Г. Тюменцев, В. В. Ревердатто (Возникновение.., 1921).

Учредительное заседание ТО РБО прошло 20 февраля 1917 г. Первым председателем отделения стал В. В. Сапожников, секретарем — С. Е. Рожанец, казначеем — Н. А. Плотников, а первыми членами — желающие из числа участников

кружка (который с этого момента прекратил существование). До 1920 г. членами ТО РБО были В. В. Сапожников, П. Н. Крылов, Т. К. Триполитова, Е. Н. Соколова, Е. В. Никитина, М. Ф. Нейбург, Н. Н. Лавров, Б. Н. Городков, В. И. Смирнов, А. М. Алексеев, В. И. Баранов, С. Е. Рожанец, О. Э. Кноринг, О. А. Симонова, А. И. Иваницкая, В. В. Ревердатто, Л. Ф. Покровская-Ревердатто, К. Г. Тюменцев. В последующие годы общество постоянно пополнялось, его членами становились не только ботаники, но и врачи, почвоведы, палеоботаники.

Регулярная работа общества началась с 1920 г. На его заседаниях решались вопросы организации ботанических исследований и экспедиций, заслушивались сообщения и научные доклады по проведенным оригинальным исследованиям (и не только ботаническим), по результатам которых устраивались дискуссии. Одни только названия докладов очень впечатляют: «О подразделении растительного покрова на ботанико-географические единицы», «О растительности Сибири» (П. Н. Крылов), «Растительность Обской тундры» (В. В. Сапожников), «*Festuca ovina* и ее группа во флоре Западной Сибири» (В. В. Ревердатто), «Пермская ископаемая флора Судженского каменноугольного района» (М. Ф. Нейбург), «Почвы окрестностей г. Томска и их связь с геологическим прошлым» (М. И. Рожанец) и мн. др. Некоторые доклады вызывали и практические действия: например, в 1920 г. после доклада С. Е. Рожанец «Очерк растительности окрестностей г. Томска в связи с физико-географическими условиями» В. В. Сапожниковым было высказано пожелание «о необходимости аналогичных этой работе подробных ботанико-географических обследований окрестностей всех крупных населенных центров, чтобы дать возможность широким массам учащихся легче подойти к изучению природы родного края». В 1921 г. на одном из заседаний общества после доклада Л. Ф. Покровской-Ревердатто «Летняя поездка в Кузнецкий уезд в 1920 г.» В. В. Сапожников высказал мысль о «необходимости образования в Кузнецком уезде в районе произрастания липы заповедного участка», а членам ТО РБО В. В. Ревердатто и К. Г. Тюменцеву было поручено собрать имеющийся литературный и картографический материал, относящийся к этому вопросу (Протоколы.., 1927 : 49). Кроме того, заслушивались сообщения о проходивших ботанических событиях (съездах, конференциях) и рефераты, сделанные по выходившим работам, зачастую не связанным с тем, чем занимался докладчик. Например, в 1921 г. заслушан реферат геоботаника В. В. Ревердатто «О работах над фотосинтезом», в 1923 г. — реферат физиолога растений П. В. Савостина «Гомологические ряды Вавилова». Доклады и рефераты делали не только маститые ученые, но и студенты. Примечательно, что заседания проходили в вечернее время, после рабочего дня и заканчивались в 9—10 ч вечера.

Через 2 года после образования ТО РБО был основан его печатный орган — «Известия Томского отделения Русского (позднее — Всесоюзного) ботанического общества». Решение об издании этого журнала было принято на заседании 17 мая 1919 г., печатать его было решено по образцу «Журнала Русского ботанического общества» (Протоколы.., 1927). В этом издании печатались оригинальные статьи и доклады, к каждой статье требовалось представить резюме на одном из иностранных языков (немецком, английском или французском), каждый выпуск постановили печатать тиражом 600 экз., для оригинальных статей и докладов — печатать отдельные оттиски по 25 экз. В «Известиях» печатались также отчеты о деятельности общества и протоколы заседаний общества (Протоколы.., 1927; Краткий обзор.., 1931), благодаря чему мы и имеем свидетельства о деятельности общества. Редактором «Известий» был избран профессор П. Н. Крылов. Первый сдвоенный номер «Известий» вышел в 1921 г., в 1973 г. издание прекратило свое существование.

После смерти В. В. Сапожникова в 1924 г. новым председателем ТО РБО был избран П. Н. Крылов. По словам В. Б. Сочавы (1947 : 48): «Томское отделение под руководством П. Н. Крылова превратилось в подлинный центр ботанической мысли в Сибири». Заседания общества проходили регулярно. Нередко на них присутствовали и делали доклады ботаники из других городов страны. При П. Н. Крылове возобновился выпуск «Известий», который был прекращен из-за финансовых трудностей. В 1926 г. на заседании общества П. Н. Крылов поднял вопрос о «Флоре Западной Сибири». Рукопись этого труда была подготовлена уже в 1924 г., но не печаталась из-за отсутствия средств. П. Н. Крылов предложил открыть предварительную подписку на этот труд, печатать его постепенно, выпусками, а чтобы избежать посредничества, он предложил ТО РБО взять на себя издание «Флоры» с условием: всю сумму, полученную от продажи этого издания, вносить в фонд на постройку и оборудование в будущем Гербария Томского университета (Протоколы.., 1927). (Следует отметить, что проект здания Гербария был выполнен по просьбе П. Н. Крылова известным томским архитектором А. Д. Крячковым, но здание так и не было построено). Благодаря деятельности общества с 1927 по 1931 г. вышло 5 томов «Флоры».

Для публикации описаний новых видов растений, систематических обзоров и критических заметок по флоре Сибири по инициативе П. Н. Крылова и Б. К. Шишкина стал издаваться сборник «Систематические заметки по материалам Гербария Томского университета». Первый номер «Систематических заметок» вышел в апреле 1927 г.

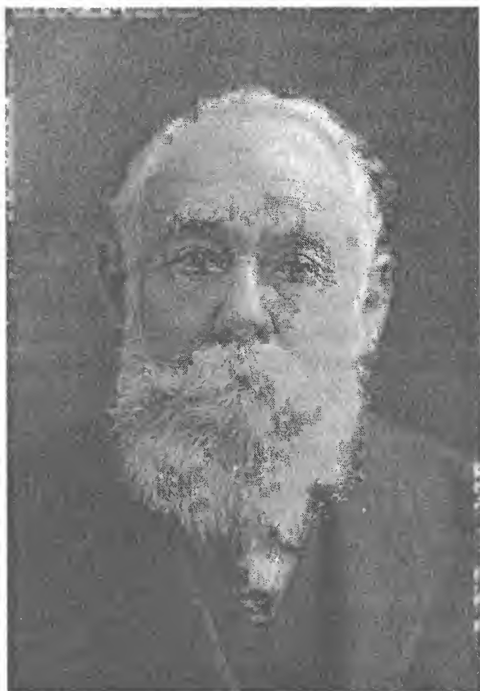
Примечательно, что с 1929 по 1949 г. издания Русского (Всесоюзного) ботанического общества в целом, за исключением «Ботанического журнала», были представлены только трудами, изданными Томским отделением (Список.., 1965).

ТО РБО в разные годы возглавляли В. В. Сапожников (основатель и первый председатель, 1917—1924), П. Н. Крылов (1924—1931), В. В. Ревердатто (с перерывами до 1969 г.), А. В. Положий (1969—1998), с 1998 г. Томское отделение возглавляет А. С. Ревушкин. Краткие биографии председателей ТО РБО приводятся ниже.

Сапожников Василий Васильевич (1861—1924) — профессор, заведующий кафедрой ботаники (1893—1924), ректор Томского университета (1906—1909 и 1917—1918). Неутомимый путешественник, ученый, обладавший глубокими знаниями во многих областях науки — физиологии растений, ботанической географии, географии, геологии. Проводя наряду с ботанико-географическими значительные географические исследования, он вошел в историю науки как географ, исследователь современного оледенения Алтая, чем дал начало палеогеографическим и гляциологическим исследованиям и развитию гляциологической школы в Томском университете. Инициатор женского высшего образования в Томске, был одним из основателей Сибирских Высших женских курсов (1810) и их директором. Автор известных трудов «По Алтаю» (1897), «Катунь и ее истоки» (1901), «Монгольский Алтай в истоках Иртыша и Кобдо» (1911).

Крылов Порфирий Никитич (1850—1931) — профессор, член-корреспондент АН СССР, основатель Гербария в Томском университете и первый его заведующий (1885—1931), основатель и первый директор Ботанического сада (1885—1928) Томского университета. Исследователь флоры Алтая, Западной Сибири, Забайкалья, основатель томской ботанической научной школы, автор фундаментальных, имеющих непреходящее значение, трудов — «Флоры Алтая и Томской губернии» (1901—1914) и «Флоры Западной Сибири» (1927—1949) и множества значимых для науки статей, касающихся актуальных проблем самых разных отраслей бота-

В. В. Сапожников. Основатель и председатель Томского отделения РБО в 1917—1924 гг.



П. Н. Крылов. Председатель Томского отделения РБО в 1924—1931 гг.

ники, которыми он задал программу исследования томской ботанической школы на долгие годы.

Ревердатто Виктор Владимирович (1891—1969) — профессор, основатель одной из первых в стране кафедр геоботаники (1924), директор Биологического научно-исследовательского института при Томском университете (1935—1937), директор Медико-Биологического института Западно-Сибирского филиала АН СССР (1945—1951), исследователь флоры и растительности Приенисейской Сибири, инициатор и руководитель работы по созданию «Флоры Красноярского края», автор большого числа работ по генезису флоры Приенисейской Сибири.

Положий Антонина Васильевна (1917—2003) — профессор, заведующая кафедрой ботаники Томского государственного университета (1964—1987), декан биолого-почвенного факультета ТГУ (1965—1969), заведующая Гербарием им. П. Н. Крылова (1970—2002). Исследователь флоры Приенисейской Сибири, автор многих работ по генезису флоры этой территории, монограф сем. *Fabaceae* и рода *Oxytropis* Приенисейской Сибири, соавтор и один из редакторов «Флоры Красноярского края», соавтор и редактор 4 томов «Флоры Сибири». В течение многих лет глава томской ботанической школы, подготовившая 23 кандидата и 8 докторов наук, основоположник нового для томской ботанической школы направления — ботанического ресурсоведения, автор многих работ по истории флоры, проблеме вида.

Ревушкин Александр Сергеевич — профессор, заведующий кафедрой ботаники (с 1987), декан биолого-почвенного факультета ТГУ (1988—1993), проректор по учебной работе Томского государственного университета (с 1993). Исследователь флоры Тувы и Алтая (включая Казахстанский и Монгольский), совершивший мно-

В. В. Ревердатто. Председатель Томского отделения РБО в 1932—1969 гг. (с перерывами).

А. В. Положий. Председатель Томского отделения РБО в 1969—1998 гг.

гочисленные экспедиции в эти районы, автор труда «Высокогорная флора Алтая» (1988) и трудов по ботанике, истории Томского университета и проблемам высшего образования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Возникновение Томского отделения Русского ботанического общества // Изв. Томского отд. Русского бот. о-ва. Томск, 1921. С. 47—50.

Краткий обзор деятельности Томского отделения Государственного Русского ботанического общества // Изв. Томского отд. Гос. Русского бот. о-ва. Томск, 1931. Т. 3. С. 155—160.

Протоколы заседаний Томского отделения Русского ботанического общества с 1921 по 1926 год // Изв. Томского отд. Русского бот. о-ва. 1927. Т. 2. № 1—2. С. 81—88.

Сочава В. Б. Краткий обзор деятельности Всероссийского ботанического общества за 30 лет (1916—1946) // Бот. журн. СССР. 1947. Т. 32. № 2. С. 3—59.

Список изданий Всесоюзного ботанического общества. (К 50-летию общества) // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 12. С. 1788—1798.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 3)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

Bryophyllum Salisb. Subgen. Kitchingia (Baker) Byalt stat. et comb. nov. . . 462
Bryophyllum bogneri (Rauh) Byalt comb. nov. 462
Bryophyllum humificum (Descoings) Byalt comb. nov. 462
Bryophyllum camplanatum (Baker) Byalt, Udalova et I. M. Vassil. comb. nov. 462
Bryophyllum curvulum (Descoings) Byalt comb. nov. 462
Bryophyllum cymbifolium (Descoings) Byalt comb. nov. 463
Bryophyllum inauratum (Descoings) Byalt comb. nov. 463
Bryophyllum laetivirens (Descoings) Byalt comb. nov. 463
Bryophyllum × lokarana (Descoings) Byalt comb. nov. 463
Bryophyllum peltatum (Baker) Byalt, Udalova et I. M. Vassil. comb. nov. . 463
Bryophyllum peltigerum (Descoings) Byalt comb. nov. 464
Bryophyllum × rechingeri (Hamet ex Rauh et Hebding) Byalt comb. nov. . 464
Bryophyllum sanctulum (Descoings) Byalt comb. nov. 464
Kalanchoë auriculata (E. Raadts) Byalt comb. nov. 464

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2008. VOL. 93. N 3)

Page

Matveyeva N. V., Zanokha L. L. Analysis of vascular plants flora of Bolshevik Island (Severnaya Zemlya Archipelago) 369

COMMUNICATIONS

Genkal S. I., Komulaynen S. F. Materials to the flora of *Bacillariophyta* of the Karelian waterbodies. IV. Rivers of the Karelian White Sea coast 393
Shabalina Yu. N., Stenina A. S. Algae of the *Fragilariaceae* family (*Bacillariophyta*) in the Izhma River basin (Middle Timan) 398
Zheleznova G. V., Shubina T. P. The mosses of Vaigach Island 413
Vassilyev A. E., Kostina O. V. The ultrastructure of lithocysts in *Dendrocnide moroides* (*Urticaceae*) 425
Tsymbalyuk Z. M. Palynomorphological peculiarities of the family *Chenopodiaceae* members 430
Elisafenko T. V. Ecological and biological peculiarities of *Viola prionantha* (*Violaceae*) under introduction (Central Siberian Botanical Garden) 439
Gornov A. V. State of *Dactylorhiza longifolia* cenopopulations (*Orchidaceae*) in the Nerusso-Desna Polesie 449

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Byalt V. V. New combinations in the genera *Bryophyllum* and *Kalanchoë* (*Crassulaceae*) . 461

FLORISTIC RECORDS

Potemkin A. D., Kurbatova L. E., Kotkova V. M. Liverworts from Hogland Island (Baltic Sea, Gulf of Finland) new and less known for the Leningrad Region and Russia 466
Kiseleva L. L., Prigorynu O. M. Species new to the flora of Orel Region 472
Starchenko V. M., Darman G. F., Bolotova Ya. V. Floristic records in the Amur Region 476

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Perestenko L. P., Voloshko L. N. Kira Leonidovna Vinogradova (on the 70-years anniversary) 482

OBITUARIES

Geltman D. V. Nikolay Nikolaevich Portenier (1958—2007): in memoriam 494

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

G. L. Kudrjashova, Popova T. N. *A. M. Askerov.* Caucasian ferns. Baku: Elm, 2001. 244 p. 502

IN THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

Gureyeva I. I. On the 90-years anniversary of the Tomsk Branch of the Russian Botanical Society 506
Index of new plant names 511

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2008. Т. 93. № 3)

Стр.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Анализ флоры сосудистых растений острова Большевик (архипелаг Северная Земля) 369

СООБЩЕНИЯ

Генкал С. И., Комулайнен С. Ф. Материалы к флоре *Bacillariophyta* водоемов Карелии. IV. Реки Карельского побережья Белого моря 393

Шабалина Ю. Н., Стенина А. С. Водоросли семейства *Fragilariaceae* (*Bacillariophyta*) в бассейне реки Ижмы (Средний Тиман) 398

Железнова Г. В., Шубина Т. П. Листостебельные мхи острова Вайгач 413

Васильев А. Е., Костина О. В. Ультраструктура литоцист *Dendrocnide moroides* (*Urticaceae*) 425

Цымбалюк З. Н. Палиноморфологические особенности представителей семейства *Chenopodiaceae* 430

Елисафенко Т. В. Биологические особенности *Viola prionantha* (*Violaceae*) в условиях интродукции (Центральный сибирский ботанический сад) 439

Горнов А. В. Состояние ценопопуляций *Dactylorhiza longifolia* (*Orchidaceae*) в Неруссо-Деснянском Полесье (Брянская область) 449

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Бялт В. В. Новые комбинации в родах *Bryophyllum* и *Kalanchoë* (*Crassulaceae*) . . . 461

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Потемкин А. Д., Курбатова Л. Е., Коткова В. М. Новые и малоизвестные для Ленинградской области и России печеночники с острова Гогланд (Финский залив Балтийского моря) 466

Киселева Л. Л., Пригоряну О. М. Новые виды для флоры Орловской области . . . 472

Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Болотова Я. В. Флористические находки в Амурской области 476

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Перестенко Л. П., Волошко Л. Н. Виноградова Кира Леонидовна (к 70-летию со дня рождения) 482

ПОТЕРИ НАУКИ

Гельтман Д. В. Памяти Николая Николаевича Портениера (1958—2007) 494

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Кудряшова Г. П., Попова Т. Н. *А. М. Аскеров.* Папоротники Кавказа. Баку: Элм, 2001. 244 с. 502

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

Гуреева И. И. К 90-летию Томского отделения Русского ботанического общества . 506

Указатель новых названий растений 511

Уважаемые подписчики журналов издательства «Наука»!

Подписка на академические журналы издательства «Наука» во II полугодии 2008 г. будет проводиться по той же схеме, по которой она велась в I полугодии 2008 г., — по ценам Объединенного Каталога Прессы России «Подписка-2008» (т. 1) в отделениях связи, а также по специальным (сниженным) ценам.

Специальные (сниженные) цены предоставляются государственным научно-исследовательским организациям Российской академии наук, а также их сотрудникам. В связи с недостаточностью бюджетного финансирования подписка для других учреждений и их специалистов будет осуществляться на общих основаниях.

Индивидуальные подписчики академических организаций смогут оформить подписку по специальным ценам, предъявив служебное удостоверение. Лица, желающие получать подписные издания непосредственно на свои почтовые адреса, а также иногородние подписчики смогут оформить ее по специальным заявкам. Индивидуальная подписка по-прежнему будет проводиться по принципу «Один специалист — одна подписка».

Коллективные подписчики академических организаций, перечисленные выше, для оформления своего заказа должны будут направить в издательство «Наука» надлежаще оформленные бланк-заказы. При положительном рассмотрении полученных заявок оплата производится через отделения банка или почтовым переводом на основании полученного подписчиками счета ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации» (АРСМИ).

Учреждения РАН, специализирующиеся на комплектовании научных библиотек академических организаций (БАН, БЕН), могут осуществить подписку, как и прежде, непосредственно в издательстве, предварительно согласовав с ним список пользующихся их услугами организаций и количество льготных подписок.

Лицам и организациям, сохранившим право подписки по специальным ценам, достаточно будет при оформлении подписки на II полугодие 2008 г. лишь подтвердить заказ, указав в письме номер своего кода, присвоенного АРСМИ при предыдущем оформлении подписки.

Бланки заказов как коллективных, так и индивидуальных подписчиков будут приниматься только с печатью организации (оттиск должен быть четким и читаемым).

Убедительно просим всех индивидуальных и коллективных подписчиков журналов издательства «Наука», имеющих право на подписку по специальным ценам, заблаговременно направлять свои заказы и письма по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90, комн. 430, факсы: 334-76-50, 420-22-20 или электронный адрес: uvg@naukaran.ru

Поздно поданная заявка будет оформляться только с соответствующего месяца.

В конце этого номера журнала публикуются бланки заявок с указанием цены подписки, доставляемой по Вашему адресу.

Издательство «Наука»

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка, подписанная руководителем и заверенная печатью организации, направляется письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90.
Для ускорения обработки Вашего заказа высылайте копию заявки по факсу (495) 420-22-20 либо по электронной почте: irab@arsmi.ru

Заявка
на специальную подписку
на журналы издательства «Наука»
с доставкой по почте
через Агентство по распространению
средств массовой информации (АРСМИ)
во II полугодии 2008 года

Химические науки • Биологические науки • Журналы РАН общего содержания

Наименование организации (сокращенно и полностью) ______________________________

____

Местонахождение: почтовый индекс __________ область (край, респ.) ______________________________
город ____________________ ул. ____________________ дом ______ корп. ______________________________
код+тел. ____________________ факс __________ e-mail ______________________________
Полностью почтовый адрес организации для писем и бандеролей (если отличается от адреса местонахождения) ______________________________

____

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АРСМИ (если обращались ранее) ______________________________
Просим оформить специальную адресную подписку на отмеченные ниже журналы:

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70008	Агрохимия	6								600	
70112	Биологические мембраны	3								800	
27233	Биология внутренних вод	2								700	
71151	Биология моря	3								800	
71150	Биоорганическая химия	6								800	
70054	Биохимия	6								800	
70056	Ботанический журнал	6								700	
70147	Вопросы ихтиологии	3								800	
70178	Высокомолекулярные соединения	6								800	
70211	Генетика	6								800	
70219	Геохимия	6								700	
70244	Доклады РАН	18								1200	
70284	Журнал аналитической химии	6								800	
70286	Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова	3								800	
70293	Журнал общей биологии	3								800	
70294	Журнал общей химии	6								800	
70292	Журнал неорганической химии	6								500	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70301	Журнал органической химии	6								800	
70296	Журнал прикладной химии	6								800	
70299	Журнал физической химии	6								800	
70302	Журнал эволюционной биохимии и физиологии	3								800	
70333	Зоологический журнал	6								700	
70350	Известия РАН. Серия биологическая	3								800	
70430	Кинетика и катализ	3								800	
18970	Книга. Исследования и материалы	2								200	
70438	Коллоидный журнал	3								800	
71057	Координационная химия	6								800	
70495	Лесоведение	3								700	
70561	Микология и фитопатология	3								700	
70540	Микробиология	3								800	
70562	Молекулярная биология	3								900	
88744	Нейрохимия	2								800	
70359	Неорганические материалы	6								800	
70617	Нефтехимия	3								800	
70669	Океанология	3								900	
70676	Онтогенез	3								600	
70690	Палеонтологический журнал	3								800	
70743	Паразитология	3								600	
70701	Почвоведение	6								700	
70740	Прикладная биохимия и микробиология	3								800	
70773	Радиационная биология. Радиоэкология	3								800	
70777	Радиохимия	3								800	
70786	Растительные ресурсы	2								800	
71024	Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова	6								800	
15590	Российский иммунологический журнал	2								200	
70810	Сенсорные системы	2								600	
18969	Средние века	2								200	
70981	Теоретические основы химической технологии	3								800	
71003	Успехи современной биологии	3								600	
71007	Успехи физиологических наук	2								800	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
71025	Физиология растений	3								800	
71152	Физиология человека	3								800	
71068	Химическая физика	6								700	
71051	Химия высоких энергий	3								700	
71052	Химия твердого топлива	3								800	
71063	Цитология	6								600	
71113	Электрохимия	6								800	
71110	Энтомологическое обозрение	2								900	

ВСЕГО заказано журналов на сумму: ________________________________

(*прописью*)

____

НДС не облагается. (В случае введения НДС на научную периодику издательство будет вынуждено провести соответствующую корректировку на подписную цену). Оплату гарантируем на расчетный счет ЗАО «Агентство по распространению средств масовой информации (АРСМИ) в течение 5 банковских дней после получения счета.

____

ДИРЕКТОР ОРГАНИЗАЦИИ

ГЛАВНЫЙ БУХГАЛТЕР М. П.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится только после получения счета от ЗАО «АРСМИ». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный Организацией в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АРСМИ по адресу: 127220 Москва, а/я 48; тел. (495) 105-56-84, 105-56-85, факс (495)257-40-75, e-mail: irab@arsmi.ru

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка, подписанная руководителем и заверенная печатью организации, направляется письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90.
Для ускорения обработки Вашего заказа высылайте копию заявки по факсу (495) 420-22-20 либо по электронной почте: irab@arsmi.ru

**Заявка
на специальную подписку
на журналы издательства «Наука»
с доставкой по почте
через Агентство по распространению
средств массовой информации (АРСМИ)
во II полугодии 2008 года**

Физика. Математика. Астрономия • Геология. Технические науки. • Географические науки • Журналы РАН общего содержания

Наименование организации (сокращенно и полностью) ______________________________
____

Местонахождение: почтовый индекс________________ область (край, респ.) ______________________
город__________________________ул.____________________дом ______корп. __________________
код+тел.____________________________ факс _______________ e-mail ________________________
Полностью почтовый адрес организации для писем и бандеролей (если отличается от адреса местонахождения) ____
____

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АРСМИ (если обращались ранее) ______________________
Просим оформить специальную адресную подписку на отмеченные ниже журналы:

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70001	Автоматика и телемеханика	6								800	
70010	Акустический журнал	3								800	
70237	Алгебра и анализ	3								800	
70030	Астрономический вестник	3								600	
70024	Астрономический журнал	3								800	
70053	Биофизика	3								800	
70134	Водные ресурсы	3								800	
70162	Вулканология и сейсмология	3								700	
70217	Геология рудных месторождений	3								800	
70218	Геомагнетизм и аэрономия	3								800	
70215	Геоморфология	2								700	
70228	Геотектоника	3								800	
70393	Геоэкология. Инженерная геология, гидрогеология, геокриология	3								800	
70253	Дефектоскопия	6								600	
70239	Дискретная математика	2								500	
70244	Доклады РАН	18								1200	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70287	Журнал вычислительной математики и математической физики	6								500	
70298	Журнал технической физики	6								800	
70303	Журнал эксперименальной и теоретической физики	6								900	
64235	Вестник Южного научного центра РАН	2								200	
70324	Записки Российского минералогического общества	3								800	
70335	Защита металлов	3								700	
70406	Известия РАН. Механика жидкости и газа	3								800	
70408	Известия РАН. Механика твердого тела	3								800	
70351	Известия РАН. Серия географическая	3								800	
70355	Известия РАН. Серия математическая	3								700	
70356	Известия РАН. Серия физическая	6								800	
70405	Известия РАН. Теория и системы управления	3								800	
70360	Известия РАН. Физика атмосферы и океана	3								800	
70407	Известия РАН. Энергетика	3								800	
70363	Известия русского географического общества	3								600	
70420	Исследования Земли из космоса	3								800	
70459	Космические исследования	3								800	
70447	Кристаллография	3								900	
70493	Литология и полезные ископаемые	3								700	
70560	Математические заметки	6								400	
70512	Математический сборник	6								500	
70502	Математическое моделирование	6								600	
70571	Микроэлектроника	3								600	
70670	Оптика и спектроскопия	6								800	
70642	Петрология	3								700	
70760	Письма в «Астрономический журнал»	6								600	
70768	Письма в «Журнал технической физики»	12								800 (за месяц)	
70304	Письма в «Журнал экспериментальной и теоретической физики»	6								800	
70748	Поверхность. Рентгеновские, синхротронные и нейронные исследования	6								700	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70706	Прикладная математика и механика	3								900	
70556	Проблемы машиностроения и надежности машин	3								600	
70741	Проблемы передачи информации	2								600	
70776	Радиотехника и электроника	6								800	
70797	Расплавы	3								600	
73390	Стратиграфия. Геологическая корреляция	3								700	
70982	Теоретическая и математическая физика	6								500	
18968	Труды математического института им. В. А. Стеклова	2								200	
70965	Теория вероятностей и ее применения	2								700	
70967	Теплофизика высоких температур	3								800	
71002	Успехи математических наук	3								600	
70361	Физика Земли	6								800	
71034	Физика и техника полупроводников	6								800	
71059	Физика и химия стекла	3								800	
71033	Физика металлов и металловедение	6								700	
71058	Физика плазмы	6								800	
71023	Физика твердого тела	6								800	
71036	Функциональный анализ и его приложения	2								500	
71140	Ядерная физика	6								800	

ВСЕГО заказано журналов на сумму:

(*прописью*)

НДС не облагается. (В случае введения НДС на научную периодику издательство будет вынуждено провести соответствующую корректировку на подписную цену). Оплату гарантируем на расчетный счет ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации» (АРСМИ) в течение 5 банковских дней после получения счета.

ДИРЕКТОР ОРГАНИЗАЦИИ

ГЛАВНЫЙ БУХГАЛТЕР М. П.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится только после получения счета от ЗАО «АРСМИ». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный Организацией в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АРСМИ по адресу: 127220 Москва, а/я 48; тел. (495) 105-56-84, 105-56-85, факс (495)257-40-75, e-mail: irab@arsmi.ru

Заявка индивидуального подписчика
на специальную подписку на журналы издательства «Наука» во II полугодии 2008 г. с доставкой по почте через Агентство по распространению средств массовой информации (АРСМИ) ____________________

Ф.И.О. (полностью) ____________________
Место работы и должность ____________________
Полный почтовый адрес ____________________
телефон ____________________ e-mail ____________________

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АРСМИ (если обращались ранее) ____________________

Индекс	Наименование журналов	На 2008 год по месяцам (отметьте крестиком)						Кол-во комплектов	Итого: сумма в рублях
		июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь		
								1	
								1	
								1	
								1	
								1	
								1	

М. П.

Заполните заявку (копию заявки) и отправьте письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90 или по факсу (495) 420-22-20, 334-76-50. Информацию о ценах можно узнать в заявках на специальную подписку, разосланную в организации, или по телефону для справок: (495) 334–74–50 и 105-56-84, 105-56-85, или электронный адрес: irab@arsmi.ru.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится через отделение банка или почтовым переводом только после получения подписчиком счета с банковскими реквизитами от ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации (АРСМИ) — официального распространителя изданий издательства «НАУКА». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АРСМИ по адресу: 127220 Москва, а/я 48; тел. (495) 105-56-84, ЗАО «АРСМИ», 105-56-85, факс (495)257-40-75, e-mail: irab@arsmi.ru

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 3. 369—512.